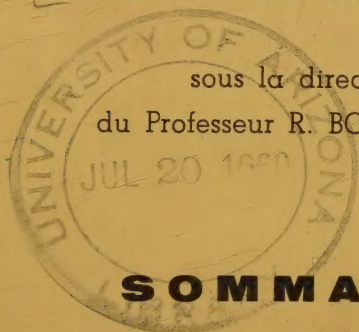


ARCHIVES

DE

L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction
du Professeur R. BOUILLENNE



SOMMAIRE

PHYSIOLOGIE ET BIOLOGIE VEGETALES

1. R. BOUILLENNE. Phytotron, appareil à faire des climats, son utilité.
2. E. FRITSCHÉ, M. BOUILLENNE-WALRAND et R. BOUILLENNE. Quelques observations sur la biologie de *Cuscuta europaea* L.
3. M. BOUILLENNE-WALRAND. Les Gibbérellines, facteurs de croissance chez les végétaux supérieurs.
4. M. BOUILLENNE-WALRAND. Influence de la Streptomycine sur le complexe pigmentaire d'une Algue bleue.
5. P. MANIL. Le cancer chez les plantes.
6. R. M. M. CRAWFORD. Respiration and photoperiodism.
7. Ch. KAMINSKI. I. - Recherches sur les phénoloxydases dans les hypocotyles de *Impatiens balsamina* L.
8. Ch. KAMINSKI. Recherches sur les phénoloxydases dans les hypocotyles de *Impatiens balsamina* L. II. - A) Valeur oxydative de la poudre acétonique extraite. B) Localisation histochimique du complexe enzymatique dans les hypocotyles.
9. P. PREVOT. Bases physiologiques du diagnostic foliaire.

10. A. NASSOGNE. Rapports physiologiques entre l'alimentation minérale et la tubérisation chez *Brassica napus* L. chez *Raphanus sativus* L.
11. C. M. BACQ. Pénétration, localisation et redistribution de l'ion Ca^{++}
12. Ch. CHEUVART. Un cas de rhizoflorie chez *Guibourtia demeusei* (Harms) J. Léonard.
13. R. BRONCHART. A propos du tropisme de la tige de *Carinta renaris*.
14. E. FRITSCHÉ. Quelques observations de biologie végétale.
15. J. L. RAMAUT. La tourbe et ses propriétés antibiotiques.

PHYTOSOCIOLOGIE ET ECOLOGIE

16. R. BOUILLENNE. Où en est la question de la protection de la Nature en Belgique et dans le Monde ?
17. J. MOUREAU. Observations microclimatiques en 1956 au bord du Lac Tumba.
18. P. DEUSE. Esquisse de la végétation des tourbières et marais tourbeux du Ruanda-Urundi.
19. M. STREEL. Les rapports « Climat-Végétation » discernables dans l'épaisseur des tourbières du plateau des Hautes-Fagnes belges.
20. M. STREEL. Etude phytosociologique de la Fagne wallonne et de la Fagne de Clefay.

CORRESPONDANCES ET ECHANGES

Pour tout ce qui concerne les **ARCHIVES DE L'INSTITUT DE BOTANIQUE DE L'UNIVERSITE DE LIEGE**, nous vous demandons de vouloir bien envoyer la correspondance à l'adresse suivante :

M. le Secrétaire des
**ARCHIVES DE L'INSTITUT DE
 BOTANIQUE DE L'UNIVERSITE
 DE LIEGE**

3, rue Fusch, Liège (Belgique)

ARCHIVES

DE

L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction
du Professeur R. BOUILLENNE

SOMMAIRE

PHYSIOLOGIE ET BIOLOGIE VÉGÉTALES

1. R. BOUILLENNE. Phytotron, appareil à faire des climats, son utilité.
2. E. FRITSCHÉ, M. BOUILLENNE-WALRAND et R. BOUILLENNE. Quelques observations sur la biologie de *Cuscuta europaea* L.
3. M. BOUILLENNE-WALRAND. Les Gibbérélines, facteurs de croissance chez les végétaux supérieurs.
4. M. BOUILLENNE-WALRAND. Influence de la Streptomycine sur le complexe pigmentaire d'une Algue bleue.
5. P. MANIL. Le cancer chez les plantes.
6. R. M. M. CRAWFORD. Respiration and photoperiodism.
7. Ch. KAMINSKI. I. - Recherches sur les phénoloxydases dans les hypocotyles de *Impatiens balsamina* L.
8. Ch. KAMINSKI. Recherches sur les phénoloxydases dans les hypocotyles de *Impatiens balsamina* L. II. - A) Valeur oxydative de la poudre acétonique extraite. B) Localisation histochimique du complexe enzymatique dans les hypocotyles.
9. P. PREVOT. Bases physiologiques du diagnostic foliaire.

10. A. NASSOGNE. Rapports physiologiques entre l'alimentation minérale et la tubérisation chez *Brassica napus* L.
chez *Raphanus sativus* L.
11. C. M. BACQ. Pénétration, localisation et redistribution de l'ion Ca**
12. Ch. CHEUVART. Un cas de rhizoflorie chez *Guibourtia demeusei* (Harms)
J. Léonard.
13. R. BRONCHART. A propos du tropisme de la tige de *Carinta renaris*.
14. E. FRITSCHÉ. Quelques observations de biologie végétale.
15. J. L. RAMAUT. La tourbe et ses propriétés antibiotiques.

PHYTOSOCIOLOGIE ET ECOLOGIE

16. R. BOUILLENNE. Où en est la question de la protection de la Nature en Belgique et dans le Monde ?
17. J. MOUREAU. Observations microclimatiques en 1956 au bord du Lac Tumba.
18. P. DEUSE. Esquisse de la végétation des tourbières et marais tourbeux du Ruanda-Urundi.
19. M. STREEL. Les rapports « Climat-Végétation » discernables dans l'épaisseur des tourbières du plateau des Hautes-Fagnes belges.
20. M. STREEL. Etude phytosociologique de la Fagne wallonne et de la Fagne de Clefay.

BIOLOGIE VÉGÉTALE.

**Quelques observations
sur la biologie de *Cuscuta europaea* L.,**

par EMMA FRITSCHÉ,
M^{me} M. BOUILLENNE-WALRAND
et R. BOUILLENNE.

Résumé. — L'étude organographique et anatomique de *Cuscuta europaea* L. a été reprise et confrontée avec la littérature sur certains points controversés : la présence ou l'absence de racine dans l'embryon, la nature des suçoirs, etc... Cette espèce parasite s'est révélée dépourvue de racines et de cotylédons.

Les observations préalables permettent d'utiliser cette plante comme matériel d'expérimentation sur les facteurs de la rhizogenèse et de la floraison.

L'action du contact avec tiges d'Ortie et celle résultant de l'application de solution de glucose, de solution nutritive complète, de colchicine, d'acide β indolacétique ont été examinées. Ces diverses interventions n'ont pas eu d'effet positif sur la différenciation des racines et des fleurs.

La Cuscuta (*Cuscuta europaea* L.), plante parasite, principalement de l'Ortie, se révèle incapable de faire des racines, non seulement lorsqu'elle est en voie de croissance sur une plante hôte, mais aussi lorsqu'elle germe.

Cependant, les suçoirs que cette plante forme et qui sont groupés en « haustoria » dans les courbes que la tige constitue en s'enroulant, sont considérés, qu'ils soient fonctionnels ou non, par divers auteurs, comme étant des organes radiculaires.

Dans cette étude préliminaire, nous avons réexaminé les caractéristiques principales de la biologie de cette plante. Nous nous sommes préoccupés de savoir :

- 1) si les suçoirs sont des racines ;
- 2) si la plantule possède une racine embryonnaire (radicule) ;

3) dans quelle mesure les facteurs de nutrition et de différenciation agissent sur la formation des organes ;

4) quelles sont les conditions qui contrôlent la floraison de la plante.

Notre exposé sera précédé de quelques points de littérature concernant les Cuscutées en général et d'une revue attentive de certains aspects organographiques et écologiques de *Cuscuta europaea* L.

I. LITTÉRATURE.

L'une des études les plus fouillées sur le genre *Cuscuta* (Mirande, 1900) rappelle que ces plantes ont attiré l'attention des naturalistes déjà du temps de Théophraste (372 av. J. C.). On savait que les Cuscutées peuvent croître sur un grand nombre de plantes hôtes et peuvent devenir un véritable fléau ; ce fut le cas pour la Vigne dont les raisins parasités ont été considérés par Bauhin (1569 — 1684) comme une monstruosité connue sous le nom de « raisins barbus » (*Uva barbata*, 1613, 1625, 1687).

En 1656-1708, Tournefort créait le genre *Cuscuta* que Linné (1707-1778) rangeait dans les Tétraméries, Adanson (1727-1806) dans les Portulacacées, A. L. de Jussieu (1686-1758), de même que de Candolle (1778-1841), dans les Convolvulacées. La flore parisienne de Cosson-Germain (1846) ainsi que Pfeffer créaient une famille à part. Citons encore les travaux de von Mohl (1827), de Vries (1873), Sachs, Koch, etc.

En 1893, Peirce publia une étude sur *C. americana* récoltée dans l'île de Grenada (l'une des petites Antilles anglaises) où elle parasitait les Mimosées et les Apocynacées. D'autres espèces furent recueillies dans le jardin botanique de Bonn : *C. epilinum*, *C. epithymum*, *C. europaea*. La flore belge de Crépin (1884) cite *C. epilinum*, *C. major* D. C., *C. epithymum* et les range dans la famille des Cuscutacées proche des Convolvulacées. J. Goffart (1935) dans sa flore de Belgique, adopte les Convolvulacées.

Les premières observations organographiques sur les Cuscutées datent de 1846 (C. des Moulins). Dans un ouvrage remarquable : « Systematic arrangement of the species in the genus *Cuscuta* », Engelmann (1859) apporte quelques vues personnelles, et Moliard (1908) entreprend une étude assez poussée de l'anatomie.

Par ailleurs, Wettstein (1933, p. 528 et 702) signale que dans l'Inde, les Cuscutes sont cultivées sur Pélargonium en guise de plantes ornementales. Duvigneaud P. (1945) relève en Belgique un *C. epithymum* qui ne parasite pas le Thym ; cette espèce fut trouvée sur les associations *Calluneto-Genistetum*, en Campine, où de larges espaces sont envahis (l'auteur dresse une carte de distribution de cette espèce). Il cite Melle Libert qui, au siècle dernier, a constaté à la Baraque Michel, la présence de *C. epithymum* sur *Lathyrus montanus* Bern., *Meum athamanticum* Jacq., *Sanguisorba officinalis* L., *Lotus corniculatus* L., *Centaurea Jacea* L. Il observe que cette espèce attaque *Ulex* dans les Landes et les Bruyères de l'Europe occidentale et qu'elle se trouve dans la Forêt Noire et les Vosges sur *Genista sagitalis*. Il dit à ce sujet : « Tout se passe comme s'il y avait des races physiologiques différentes de *Cuscuta epithymum* adaptées à un hôte déterminé et ayant chacune leur « aire de dispersion propre, ou bien comme si les plantes hôtes du type *Calluna vulgaris* et *Genista pilosa* se trouvaient dans des états pathologiques différents (marqués par le degré de résistance à l'action du parasite) suivant l'association de Bruyère dont ils font partie (une étude chimique résoudrait la question) ».

« En Belgique, *C. epithymum* n'a jamais été signalé sur *Thymus*. Il y est une caractéristique locale du *Callunetum-Genistetum*... Les grandes plages roses formées de milliers de fleurs de Cuscutes constituent un des aspects les plus typiques des bruyères campinoises ».

En ce qui concerne *Cuscuta europaea* L., un vaste terrain de la propriété de Haljoux (Ciney), appartenant au baron de Selys-Longchamps, Prof. Émérite à l'Université de Bruxelles et Secrétaire Perpétuel honoraire de l'Académie Royale de Belgique, était envahi, en Août 1952 par *Urtica dioïca* parasité par *Cuscuta europaea* L. M. de Selys a attiré notre attention sur cette station abondante et ce fut le point de départ de nos observations.

II. ORGANOGRAFIE et COMPORTEMENT.

Disposant d'échantillons frais de cette espèce, nous avons pu suivre les étapes de son cycle biologique et confirmer la plupart des faits qui la concernent.

Les tiges, grêles, se disposent en filaments ramifiés et enchevêtrés qui envahissent les massifs de plantes hôtes, en fouillis inextricables ; elles sont plus souvent de couleur rose et portent des écailles très petites qui sont des feuilles rudimentaires ; les entre-nœuds, longs, ne semblent pas doués de géotropisme ni d'héliotropisme, mais sont sensibles à la présence d'un support dans leur voisinage ; seuls les mouvements lents de nutation peuvent provoquer incidemment le contact. Les tiges sont douées d'une adhésivité, d'un tactisme remarquables et appréciables à la peau. La région la plus sensible de la tige est située vers le sommet et est le siège de l'enroulement qui se fait au contact de l'hôte ; les spires sont sénestres.

En même temps se forment des suçoirs, qui s'enfoncent dans les tissus de la tige de l'hôte. Dès lors, la portion enroulée de la tige de la *Cuscuta* est fixée, elle est nourrie directement par l'hôte ; elle s'épaissit sans plus s'allonger. On lui a donné le nom de « Haustorium ». Les suçoirs ont toujours une direction perpendiculaire à la surface de contact entre l'hôte et la *Cuscuta* (nous décrirons plus loin leur mode de pénétration). La tige ne tarde pas à se remettre à pousser et même à donner une ou plusieurs ramifications qui sont douées des mêmes propriétés (Fig. 1). Il y a donc alternance de filaments nutants et de haustoria fixés. Nous donnerons le nom de « segment » à l'ensemble comportant un haustorium et une tige nutante qui lui fait suite. Aucune partie du parasite ne se trouve en contact avec le sol. Si la tige ne rencontre pas de support, il lui arrive de former des spires libres (Fig. 2). Mais dans ce cas, les suçoirs sont atrophiés (v. plus loin : suçoirs non fonctionnels) et la tige meurt.

La floraison des *Cuscutes* est généralement abondante : fleurs sessiles, en glomérules présentant de l'auto-pollinisation du fait que les étamines s'appliquent contre les stigmates. Le fruit est une capsule ; les graines, sphériques, lisses, tombent, lors de la déhiscence, au pied des Orties où elles attendent des conditions favorables à leur germination.

Cuscuta europaea ne se comporte pas comme une plante volatile telle que le Liseron, le Haricot, le Houblon, etc., où l'on voit les tiges sans suçoirs, s'enrouler autour d'un support et rester en communication avec le sol, par un système racinaire



FIG. 1.



FIG. 2.

FIG. 1. — Tige de *Cuscute* ayant formé des haustoria sur Ortie.

FIG. 2. — Portion de tige de *Cuscute* avec spires libres et sucoirs avortés.

normal. *Cuscuta*, elle, n'est volubile que dans la région des haustoria dont les spires sont sénestres ; elle vit en parasite. Elle est réputée choisir comme hôte de préférence *Urtica dioica* ; cependant nous avons observé (Fig. 3) que le même individu s'est associé, à mesure de sa croissance, avec Ortie, Orpin, Chanvre. Dans nos essais, il s'est porté indifféremment sur *Aster*, qui est l'hôte de *C. Gronovii*, sur *Epilobe*, sur *Lin*, voire sur des rouleaux de buvard imprégné de glucose.



FIG. 3. — La même tige de *Cuscuta* a rencontré successivement : a) une tige d'Ortie, b) une tige de Chanvre, c) une tige d'Orpin ; elle a formé des haustoria sur chacune de ces plantes hôtes.

* * *

Au point de vue *anatomique*, nous examinerons dans chaque segment : a) la portion non enroulée et non munie de suçoirs ; b) la portion munie de suçoirs (*haustorium*).

a) *Tige non enroulée*. L'épiderme présente de rares stomates, la cuticule est adhésive, le parenchyme externe est parcouru

par des fibres de consolidation. La stèle n'est pas complète, les faisceaux « libéro-ligneux » sont caractérisés par la pénurie de vaisseaux (trachées). Il n'y a pas de cambium dans ces faisceaux. Les feuilles sont des écailles, sessiles, petites, au parenchyme réduit, aux rares nervures, à tissu vasculaire exclusivement libérien (Fig. 4).



FIG. 4. — Écailles ou feuilles atrophées, dans la région apicale de deux tiges de Cuscutes.

Mirande (1900) signale que « les tissus qui dérivent du méristème sont très peu développés, les formes cambiales n'existent pas. Normalement, dit-il, les zones qui dérivent du méristème sont : l'épiderme, le parenchyme externe, le parenchyme interne, l'endoderme, le péricycle, le liber, mais ici, on ne les distingue pas ». Et Mirande cite encore « la présence de laticifères servant de tissu de soutien ».

L'état peu différencié des tissus ligneux, que nous confirmons, permet de comprendre l'extrême lenteur avec laquelle s'effectue la circulation dans les segments. Les substances provenant de l'Ortie sont transloquées en direction de la Cuscuta, à travers les suçoirs du haustorium ; elles cheminent vers le haut dans la tige nutante ; il ne semble pas qu'elles puissent passer facilement dans le haustorium suivant.

Nous avons dit que c'est dans la zone d'élongation que la tige est le plus sensible au contact d'un support. C'est là qu'un enroulement peut se produire, que les suçoirs apparaissent et qu'un haustorium se forme.

M^{me} Tronchet (1952) fait remarquer que : « Les jeunes tiges de *Cuscuta* ... décrivent leurs mouvements révolutifs, non autour d'un axe vertical, mais latéralement. Il y a lieu de rapprocher ce fait d'une autre observation courante, à savoir qu'une tige de *Cuscuta*, même fixée sur la plante hôte, tend à s'accrocher par son extrémité nutante à une plante voisine et à augmenter ainsi le nombre de plantes hôtes ». Et L. Bailland (1954) considère que « les mouvements de croissance des tiges volubiles ne sont pas dûs à la pesanteur... Chaque partie de la tige de *Cuscuta*, dit-il, passe par une alternance de phases de croissance et de phases de repos apparent, déterminées par des facteurs internes sans relations immédiates avec la pesanteur ».

b) *Haustoria*. On sait qu'il y a autant de haustoria que de spires appliquées contre la tige de l'hôte ; les suçoirs sont toujours perpendiculaires au plan de contact *Urtica-Cuscuta*. Une coupe transversale à leur niveau est donc orientée dans le sens de la longueur d'un suçoir. La photo (Fig. 5) montre qu'un suçoir complètement formé possède un axe de tissu opaque, comportant des éléments conducteurs. Tout autour de cet axe existe un tissu parenchymateux et un épiderme.

Peirce (1893) estime que les suçoirs sont « des racines véritables avec tissu conducteur vasculaire » ; mais dans les figures qu'il a représentées, il serait bien difficile de reconnaître l'une quelconque des caractéristiques de racine, et les divers stades de formation de suçoirs y sont très peu détaillés.

Ed. Strasburger (1894, p. 29 et 30) pense également qu'il s'agit de « racines qui ont la forme de verrues, qui, au contact de la plante nourricière, y pénètrent, sucent les sucs nutritifs et deviennent des racines suceuses ou haustorien ». Il cite, p. 12, la formation d'ampoules qui ont la propriété de perforer l'hôte ; et (p. 177) ... « Les organes suceurs (haustorien) sont considérés comme racines adventives pénétrant dans l'hôte ».

Nous pensons au contraire que les suçoirs ne sont pas des racines, d'après les observations suivantes :

Nous avons suivi les stades de la formation d'un suçoir. A cet effet, nous avons considéré un rameau d'Ortie sur lequel les haustoria se présentent à des âges différents, les plus jeunes vers le sommet. (Fig. 6).



FIG. 5. — Coupe longitudinale d'un suçoir, perpendiculaire aux deux tiges
Ortie-Cuscuta qu'il réunit (Ortie à droite). (Photo R. Sauveur)

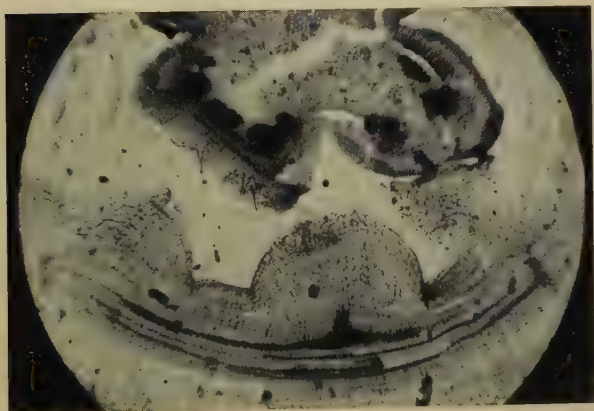


FIG. 7. — Photo du premier stade de la fig. 6, montrant la formation d'une
ampoule épidermique sur la tige de Cuscuta du côté de l'Ortie (Ortie en haut).
(Photo R. Sauveur)



FIG. 6. — Une tige de Cuscuta avec haustoria à divers stades de formation (stades 1, 2, 3).

Le stade de toute première formation est marqué par l'apparition d'une protubérance sur la tige de Cuscuta. Au deuxième stade, le bourrelet augmente de volume vers la tige d'Ortie, les cellules épidermiques situées de ce côté s'allongent et se renflent en ampoules qui s'appliquent sur la surface de l'Ortie, englobant même les piquants, qui sont digérés (Fig. 7, 8, 9). Ces cellules sont à membranes minces, adhésives, à contenu abondant et à noyau assez volumineux. Les vacuoles sont très apparentes d'après Molliard (1900).

Plusieurs suçoirs peuvent pénétrer simultanément et côte à côte ; ils présentent les mêmes caractères organographiques et la même activité hydrolysante.

A mesure que les cellules de l'Ortie sont détruites, celles de la Cuscuta se multiplient dans les tissus de l'hôte où elles s'étalent en éventail. En ce moment, aucune différenciation de tissus conducteurs n'apparaît dans le suçoir, seules les cellules sous-

épidermiques subissent un grand nombre de divisions mais ne sont pas différenciées.

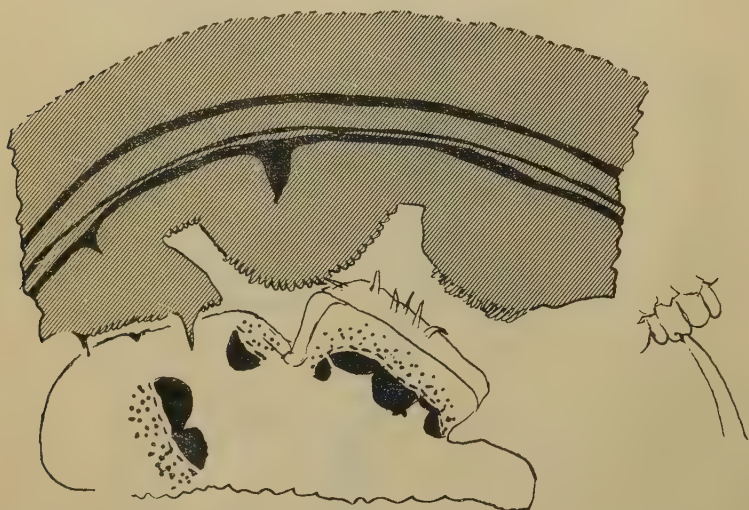


FIG. 8. — Schéma de la photo fig. 7, à droite, une ampoule cellulaire attaque un poil urticant de l'Ortie (en bas).

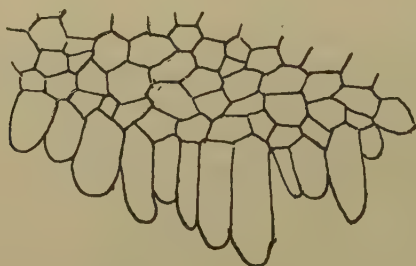


FIG. 9. — Au stade 1, les cellules épidermiques de la Cuscuta s'allongent en ampoules vers l'Ortie.

Sur la Fig. 10 on voit que les cellules épidermiques du suçoir ont pénétré jusque dans la région cambiale de l'Ortie et ont commencé à s'y étaler. Le suçoir ne présente pas encore d'éléments conducteurs organisés, à part quelques trachées isolées à l'extrémité distale du suçoir plongée dans les tissus de l'Ortie.

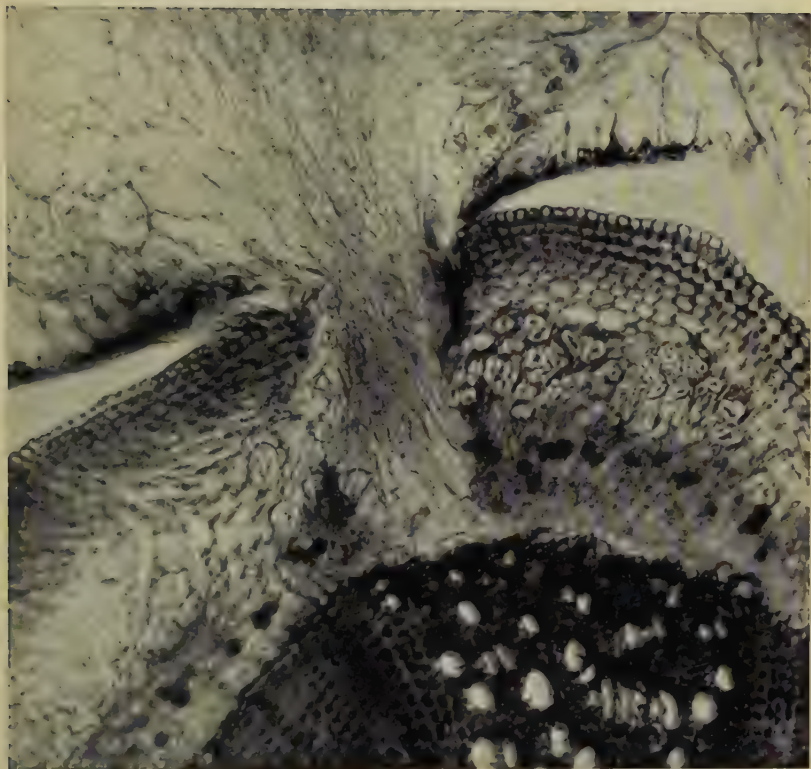


FIG. 10. — Au stade 2 de la fig. 6, coupe *médiane* d'un suçoir qui a pénétré jusque dans la région cambiale de l'Ortie : on n'y remarque aucune différenciation d'élément conducteur.

(Photo R. Sauveur)

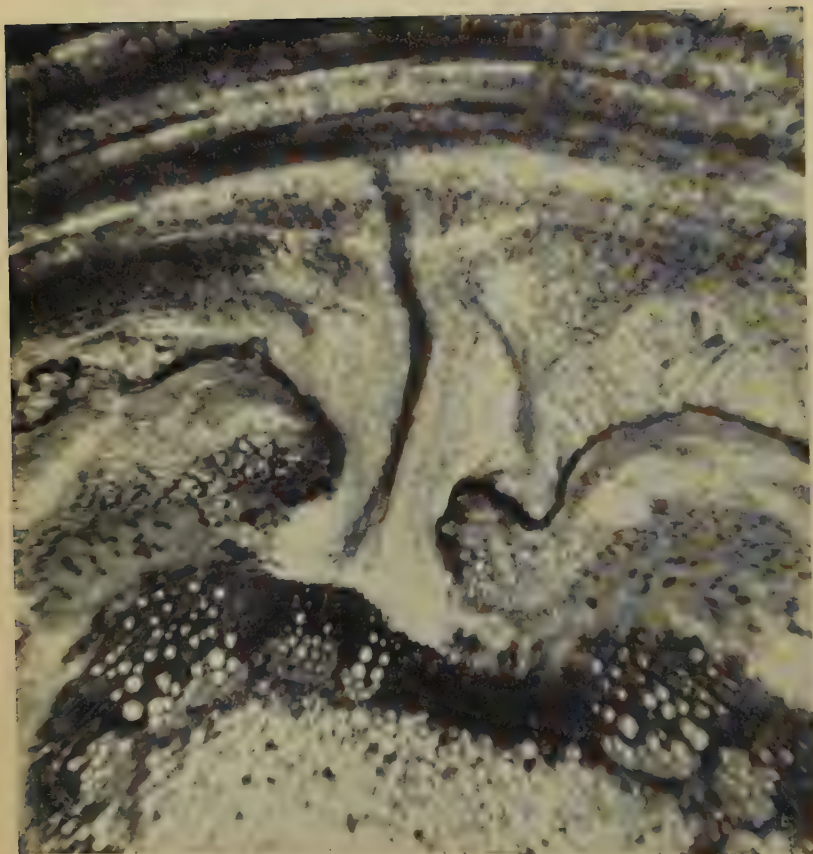


FIG. 11. — Coupe *médiane* d'un suçoir au stade 3 de la fig. 6, les éléments conducteurs se sont différenciés à partir de la tige de l'Ortie et ont progressé vers la tige de Cuscuta, où leur contact avec la stèle est à peine réalisé. A remarquer la disposition des trachées formant éventail contre le bois de l'Ortie. Pas de coiffe, ni de réseau radicifère.

(Photo R. Sauveur)

La Fig. 11 montre un stade ultérieur où les cellules du parasite ont pénétré dans les éléments ligneux de la tige de l'Ortie et vont proliférer dans le parenchyme interne de la stèle ; des trachées ont apparu dans l'axe du suçoir et leur différenciation progresse vers la tige de Cuscuta. A ce stade elle atteint à peine la stèle de la tige de Cuscuta. Il n'y a pas de réseau radicifère.

C'est la première fois, pensons-nous, que les diverses étapes de la formation d'un suçoir ont été suivies : il est clair que la différenciation vasculaire du suçoir procède depuis l'Ortie vers la Cuscuta. Il est curieux de constater que Strassburger (1894), avait déjà remarqué que « ce n'est que lorsque le haustorium a pénétré dans les vaisseaux de l'Ortie, que *succède* une formation de tissus conducteurs du parasite « ils finissent par s'organiser et s'unir à ceux de la tige de Cuscuta ».

Dans ces conditions, les étapes de la formation d'un suçoir révèlent : *a*) que le point de départ est d'origine épidermique et sous-épidermique et qu'il n'est pas endogène (comme c'est le cas pour les racines) ; *b*) que les tissus du suçoir restent indifférenciés jusqu'au moment où l'extrémité de celui-ci, ayant pénétré dans la tige de l'Ortie, atteint le système vasculaire de celle-ci, *c*) que la différenciation des tissus vasculaires du suçoir commence à partir de l'Ortie vers la Cuscuta, comme si les substances absorbées étaient seules porteuses de facteurs de différenciation. (Les coupes *médianes* (Fig. 10 et 11) résultant de coupes en séries, le montrent d'une manière convaincante). *d*) Que les raccords entre le système vasculaire du suçoir et les tissus de la tige de Cuscuta ne se présentent pas à la manière des raccords habituels entre racine et tige (réseau radicifère A. Gravis, 1898).

III. GERMINATION.

Les graines germent très difficilement. Le tégument est dur, coriace, formé de cellules à parois épaisses ; il y a un albumen dont on voit, après éclaircissement, la limite par transparence ; il contient l'embryon qui est plus ou moins filiforme et enroulé en spirale ; on n'y distingue pas de cotylédons ni de primordium radiculaire.



FIG. 12. — Germination en masse des graines de *Cuscuta* ; direction exclusivement centripète des plantules vers une jeune tige d'Ortie (vue de haut).

Plusieurs procédés ont été préconisés par différents auteurs pour blesser le tégument et faciliter la sortie de l'embryon ; nous avons obtenu de bons résultats par macération, pendant un quart d'heure, dans une solution à 3 % d'eau de Javel et agitation pendant cinq minutes. On rince ensuite à l'eau courante durant 24 heures. Ce procédé a permis des levées en masse de graines qui avaient été préalablement exposées au dehors pendant un hiver exceptionnellement rigoureux (froid de -17°C) et mises ensuite à une température de 18°C au moins. La Fig. 12 représente ce phénomène de germination abondante. Un certain nombre de graines de ce lot n'ont pas germé tout de suite, mais bien par intermittences pendant les semaines et les mois suivants.

Des tiges d'Orties s'étant développées au centre du pot, en même temps que les premiers filaments de Cuscute, on a vu ces derniers croître en direction centripète (Fig. 13). Arrivés au contact des jeunes pousses d'Orties, ces filaments de Cuscute se sont enroulés en spires sénestres, formant les premiers haustoria et chacun d'eux a donné le premier prolongement de tige de Cuscute.



FIG. 13. — Premiers contacts de jeunes Cuscutes avec des jeunes tiges d'Orties.

Nous n'avons pas constaté de germinations de *Cuscuta* dans la nature, bien que nous ayons examiné des massifs d'Orties parasités chaque année par des *Cuscutes* adultes. On peut supposer que la propagation du parasite est assurée par les spires qui, contenant de l'amidon, pourraient jouer le rôle de bulbilles. Nous vérifierons cette hypothèse et nous examinerons les spires desséchées encore attachées aux tiges d'Orties mortes, et leur éventuelle reprise au printemps.

Les toutes premières phases de la germination ont été observées en laboratoire. L'extrémité « radicale » de l'embryon soulève une sorte de couvercle qui correspond au micropyle (Fig. 14) ; elle sort en direction géotropiquement positive ; elle s'applique aussitôt sur le sol ; elle est protégée par une rangée de cellules petites, à membranes épaisses (Fig. 15a), que certains auteurs

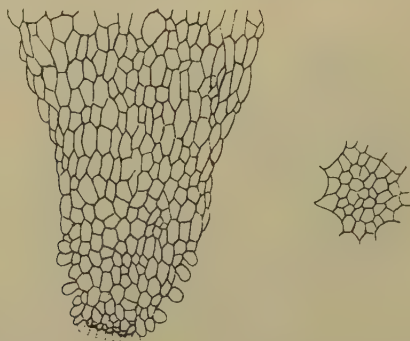


FIG. 15. — *a* (à dr.) la ventouse de l'extrémité de l'embryon, *b* (à g.) les cellules à parois épaisses de la plaque entourée de cellules gonflées en ampoules (en pointillé).

ont considéré comme un rudiment de coiffe ; cependant cette formation ne possède pas les caractères d'une coiffe et il n'y a pas de méristème en-dessous.

Tout autour de cette plaque protectrice, une couronne de cellules s'allonge vers le sol ; l'ensemble forme une sorte de ventouse, qui ne correspond pas morphologiquement ni fonctionnellement à un suçoir (Fig. 15b).

La région sub-terminale manifeste une tubérisation qui a débuté dans la graine et qui s'achève aux dépens des réserves



FIG. 14. — Photo montrant le couvercle du tégument soulevé par la sortie de l'embryon, qui prend une direction géotropiquement positive.

(Photo R. Sauveur)



FIG. 16. — Le tégument de la graine est tombé, l'embryon en voie de croissance de la *Cuscuta* est dépourvu de cotylédons, la portion inférieure sub-terminale est renflée, son extrémité a la forme d'une ventouse, il n'y a pas de différenciation vasculaire. Centralement cependant, on aperçoit des cellules à contenu dense.

(Photo R. Sauveur)

de l'albumen (Fig. 16). Quant à l'extrémité de l'embryon qui demeure incluse dans l'albumen, elle s'allonge et répond à l'action d'un géotropisme négatif. Il y a donc deux poussées de croissance simultanées et de sens contraire, que M^{me} Tronchet (1953) a représentées par des courbes résultant de mesures minutieuses. Lorsque les réserves de la graine sont épuisées, le tégument tombe ; la Cuscuta a terminé la première phase de sa croissance. Dans le cas où elle arrive au contact d'un objet, elle peut former un premier haustorium et commencer la deuxième phase de son évolution.

Dans la première phase, l'axe pourrait être considéré comme un axe hypocotylaire, bien qu'il n'y ait pas de trace de cotylédons et que les tissus vasculaires ne soient pas différenciés. Dans la deuxième phase, qui commence au premier haustorium, l'axe présente des écailles et est nécessairement une tige.

Ainsi donc, la plantule, naturellement privée de cotylédons et de racine, possède à ses extrémités, vers le bas une ventouse fixatrice et vers le haut, un haustorium. Lorsque la tige s'accroît au-delà de l'haustorium, la partie de l'axe formée au départ de la germination, meurt et disparaît, de sorte que la plante n'a plus désormais aucun contact avec le sol. (Fig. 17).

IV. EXPÉRIENCES PRÉLIMINAIRES.

Dans le cadre des recherches physiologiques sur la morphogénèse, entreprises sur diverses plantes depuis quelques années, nous avons pensé que le cas particulier de la Cuscuta, qui n'a pas de racine pourrait apporter quelques éclaircissements sur la question de savoir si dans les processus de différenciation certains facteurs nécessaires feraient défaut chez cette plante.

* * *

Nous examinerons d'abord le cas des *haustoria*, qui sont des portions de tige de Cuscuta enroulées autour de la tige de l'hôte et porteuses de suçoirs.

Nous avons tenté de modifier les conditions qui se présentent normalement au contact entre les deux tiges et nous avons

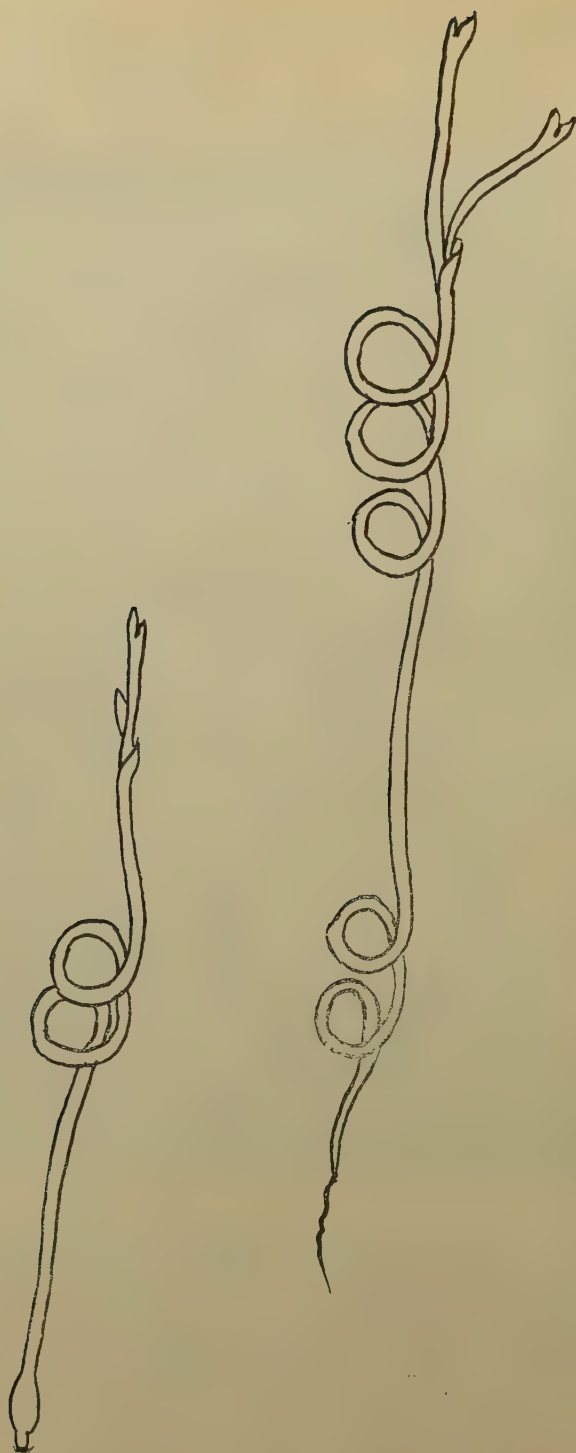


FIG. 17. — Schémas récapitulant les premiers stades de croissance de la Cuscuta.

appliqué, au moment où la Cuscuta commence à s'attacher à une tige d'Ortie, diverses substances incorporées dans de la lanoline maintenue au moyen d'un manchon de tulle entourant à la fois le haustorium et l'Ortie.

Ces substances sont :

- 1) Liqueur de Raulin ;
- 2) Solution de Berthelot modifiée ; ⁽¹⁾
- 3) Micro aliments (R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand, 1948) ;
- 4) Acide β -indol-acétique, 1 mgr ‰ ;
- 5) Colchicine, 0,1 gr par litre :
- 6) Glucose, 5 gr. ‰.

Les haustoria qui se sont formés dans ces différentes conditions sont analogues à ceux qui ont été obtenus dans les conditions normales.

Mirande (1900) n'avait pas, lui non plus, remarqué de changement par l'emploi de divers réactifs. De plus, cet auteur, expérimentant des poisons, signale que ceux-ci n'ont pas pénétré dans les suçoirs de la Cuscuta.

Nous avons cependant obtenu une réaction intéressante par application de glucose (5 gr par litre + 0,25 gr de sulfanylamide afin d'empêcher la putréfaction). Les résultats sont représentés (Fig. 18 a et Photo 18 b) ; on y voit que le volume de la tige haustoriale a considérablement augmenté et que les tissus se sont différenciés au-delà de la normale chez cette plante. La coupe transversale à ce niveau montre dans la tige de Cuscuta : des faisceaux libéro-ligneux nettement distincts dont l'ensemble est une stèle parfaitement constituée, une *zone cambiale* fonctionnelle avec formation de bois et de liber (Fig. 18 b).

⁽¹⁾ D'après M. BOUILLENNE-WALRAND.

Sulfate ferreux 1 mgr
Sulfate de cuivre 0,1 mgr
Sulfate de zinc 0,1 mgr
Chlorure ou sulfate
de manganèse 0,1 mgr
Iodure potassique 0,1 mgr
Sulfate de titane 0,1 mgr

Sulfate de glucinium 0,1 mgr
Acide molybdique 10 γ.
Acide borique 10 γ.
Chlorure de nickel 10 γ.
Chlorure de cobalt 10 γ.
Acide sulfurique traces
Eau distill. amener au litre.



FIG. 19 a.

FIG. 18 a.

FIG. 18a. — Dispositif de l'expérience montrant l'action du glucose : les pointillés indiquent la limite du tulle enveloppant la Cuscuta et l'Ortie et qui contient le glucose. La flèche indique le niveau de la coupe fig. 18b.

FIG. 19a. — Même dispositif que pour 18 a où l'Ortie est remplacée par un tube de verre entouré de buvard imprégné de glucose.

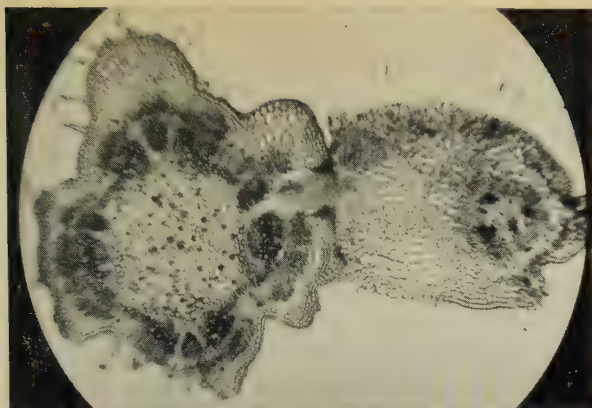


FIG. 18b. — Au niveau de la flèche (Fig. 18a), le contact entre Ortie et Cuscuta : l'action du glucose provoque la différenciation vasculaire de la stèle de Cuscuta.
(Photo R. Sauveur)



FIG. 19b. — Photo représentant le résultat de l'expérience (Fig. 19a). Au contact d'un bâton de verre entouré de papier filtre imprégné d'une solution de glucose : pas de différenciation dans les suçoirs, hypertrophie et vascularisation de la stèle de Cuscuta.
(Photo R. Sauveur)



FIG. 20. — Anatomie d'un suçoir de la fig. 19 ; en haut, coupe transversale de la tige de Cuscuta.
(Photo R. Sauveur)

L'action du glucose a donc été positive dans le sens d'une différenciation poussée mais elle est restée localisée à une partie réduite de la tige de Cuscuta.

Si l'on tient compte de ce que la Cuscuta ne possède presque pas de chlorophylle, on en déduit que, dans les conditions naturelles, le glucose lui est probablement fourni par l'Ortie en quantité limitée. Nous confirmons ainsi les résultats de Molliard (1908) qui, en présence de glucose, a obtenu des tiges bien développées, qui ont fini par monter le long d'un tube de verre et ont fleuri.

Nous pouvons conclure de ces observations qui ont été effectuées en présence de la tige d'Ortie :

- 1) que le glucose apporte un supplément nutritionnel dont les haustoria profitent et qui provoque leur augmentation de volume ;
- 2) que le glucose apporte à la Cuscuta les possibilités de pousser plus loin que la normale les processus de différenciation de sa tige puisqu'elle réussit à former un cambium, du bois et du liber.

Nous avons modifié l'expérience dans laquelle intervient un appoint de glucose sur les haustoria en contact avec l'Ortie, en remplaçant cette dernière par un bâton de verre enroulé d'un papier filtre imprégné de glucose à 5‰ et enrobé par de la lanoline (Fig. 19 a).

Un bourrelet hypertrophié occupe la place de chaque suçoir, mais ce bourrelet n'a pas pénétré dans le buvard imprégné de glucose (Fig. 19 b) ; les ampoules épidermiques ne se sont pas développées ; la structure anatomique de cet organe *non fonctionnel* se réduit à un épiderme, un parenchyme interne ; il n'y a pas de tissu vasculaire. Cependant la tige de Cuscuta a profité de cet appoint de glucose et s'est différenciée comme dans l'expérience précédente.

Le glucose seul a donc produit une simple hypertrophie des bourrelets, sans différenciation vasculaire (Fig. 20), mais la tige de Cuscuta, par simple contact, a su profiter de la présence du glucose. Les bourrelets se présentent de la même manière que dans le cas des spires formées sans la présence d'un support et

où, nous l'avons signalé (Fig. 21), des protubérances apparaissent à la surface interne des spires, sans développement en ampoules des cellules épidermiques. Le « suçoir » est atrophié.

Nous avons aussi constaté que des filaments de *Cuscuta*, s'étant enroulés autour d'un *Adiantum*, ont produit des protubérances dont le sommet s'est appliqué contre les rachis de l'hôte, mais n'y a pas pénétré ; les ampoules épidermiques sont restées très réduites comme s'il n'y avait pas de support (Fig. 22).

* * *

Nous examinerons ensuite les conditions de la *floraison* de la *Cuscuta*.

D'une manière générale, la *Cuscuta* est facilement florifère, elle présente des fleurs en glomérules, non seulement sur les portions de tiges sans suçoirs, mais aussi sur les haustoria. Les semis que nous avons réussi ont donné des tiges florifères après trois mois environ. Nous n'avons pas trouvé de fleurs sur les plantules, mais seulement sur les plantes ayant rencontré un support.

La *Cuscuta* fleurit indifféremment sur les Orties mâles et sur les Orties femelles que nous avons examinées.

Ensuite nous nous sommes procuré des souches d'Orties ayant poussé dans la nature et nous les avons installées en laboratoire. Les filaments de *Cuscuta* qui ont été mis en contact avec ces Orties se sont propagés abondamment et ont produit des fleurs.

Pour nous assurer du rôle éventuel de l'Ortie dans la maturation florale de la *Cuscuta*, nous avons utilisé, non pas des Orties provenant de souches ayant fleuri les années précédentes, mais bien des Orties de semis, non encore adultes. On a fait germer des graines de *Urtica dioïca* dans le Phytotron de l'Institut de Botanique de l'Université de Liège et de l'I. R. S. I. A. : deux corbeilles de plantules vigoureuses furent obtenues ainsi et soignées en laboratoire, sous lampes Phytor. Malheureusement, les *Cuscutes* faisaient défaut à ce moment-là (hiver 1956).

Au printemps suivant, les portions souterraines de ces Orties ont repris végétation et, en même temps, cette fois, des semis de *Cuscutes* ont germé. Ces *Cuscutes* ont développé des haustoria sur ces tiges d'Orties n'ayant *pas encore fleuri* (Fig. 23).



FIG. 21



FIG. 22.

Sucroirs atrophies : Fig. 21, dans une spire sans support ; Fig. 22, dans une spire au contact d'un *Adiantum*.
(Photos R. Sauveur)



FIG. 23. — Floraison de Cuscuta sur très jeune plante d'Ortie.

(Photo R. Sauveur)

Les Cuscutes ont manifesté une abondante floraison en août 1957.

Cependant, si l'on peut affirmer que les Orties n'avaient pas fleuri, il n'est pas certain qu'elles étaient encore physiologiquement au stade purement végétatif.

La floraison de *Cuscuta europaea* a donc lieu après contact avec Orties ayant fleuri, mais aussi avec Orties non encore fleuries. De plus, comme nous l'avons constaté à l'occasion de la formation des haustoria, la Cuscute fleurit également en présence de glucose, mais il s'agit de tige de Cuscute ayant préalablement touché des Orties.

Si l'on admet le rôle probable d'hormones de floraison dans la formation de primordiums floraux et si l'on tient compte des recherches démontrant l'existence de telles hormones dans des embryons, des albumens (David, 1952), on est porté à croire qu'il pourrait en exister aussi dans les graines de Cuscute. Cependant une autre hypothèse est possible qui considérerait l'éventualité de synthèses de substances florigènes dans la Cuscute elle-même, bien que celle-ci ne soit guère pourvue de pigments. Des expériences ultérieures permettront, sans doute, d'élucider ce problème.

Une autre question qui se pose est celle de savoir quels sont les facteurs manquants chez la Cuscute, facteurs qui existent ou sont supposés exister au moment de la formation des tissus embryonnaires et qui déterminent les processus de différenciation.

Dans la très grande majorité des plantes, la constitution d'une racine et d'un ou plusieurs cotylédons se constate au cours de l'embryogénèse.

L'embryon de la Cuscute n'a pas de racine (v. p. 169), il n'a pas non plus de cotylédons.

Nous avons fait agir des solutions d'acide β -indolacétique (un milligramme pour 1000) ou de Colchicine (un gramme dissous dans alcool, solution au 1/10.000), au moment de la mise en germination (Fig. 24).

Les résultats de ces interventions montrent qu'il n'y a pas eu d'action positive de ces substances dans la différenciation des

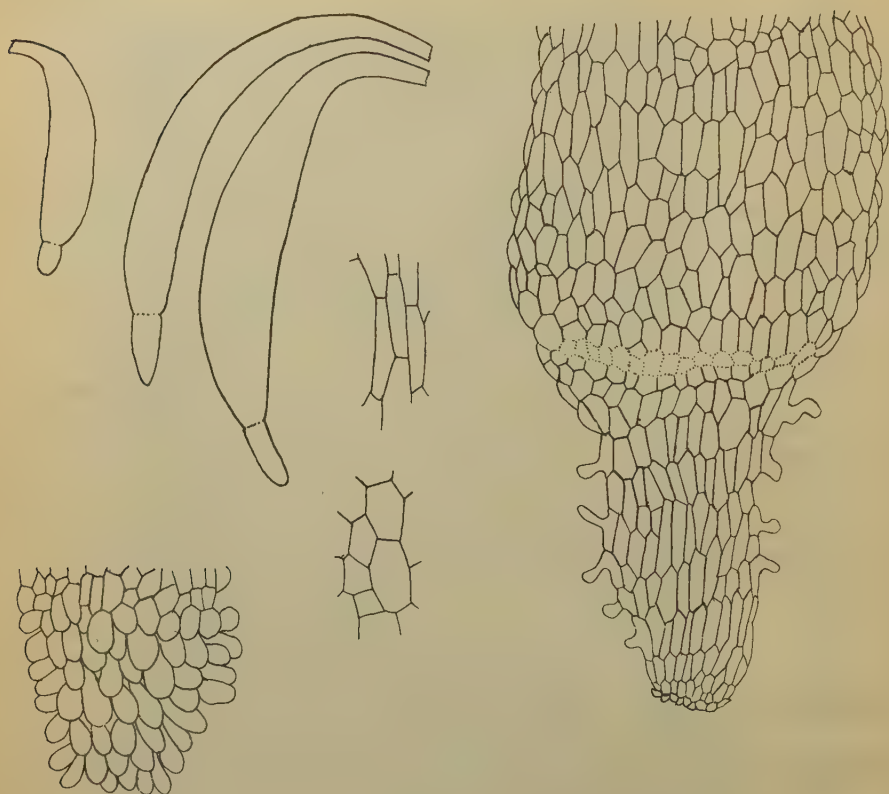


FIG. 24. Action de l'auxine et de la colchicine : extrémités d'embryons de *Cuscuta* : de g. à dr. en haut, témoin ; influence de l'auxine ; influence de la colchicine ; cellules allongées par l'auxine ; extrémité embryonnaire traitée par la colchicine ; en bas, cellules diverses après traitement par la colchicine.

tissus de la plantule (24 *b, c*). Nous avons observé seulement une légère augmentation de taille.

En ce qui concerne, l'acide β -indol-acétique, on constate que ce corps n'a pas fonctionné ici comme substance rhizogénique.

D'après les expériences sur la néoformation des racines (R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand, 1938) cet acide, appliqué en concentration appropriée, ne peut intervenir que dans la mesure où deux autres facteurs sont présents dans les tissus : un facteur mobile et un facteur enzymatique cellulaire localisé dans certaines cellules et du type des phénoloxydases.

Nous continuons les expériences qui tendent à élucider les causes de l'état morphologiquement atrophié de l'embryon de la Cuscute.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

1) *Cuscuta europaea* L. est presque totalement dépourvue de chlorophylle ; elle vit en parasite sur l'Ortie ; elle présente une organisation très particulière : ses tiges, filamenteuses, nutantes, à région apicale très sensible, s'enroulent autour d'un support en spires sénestres. La face interne des spires forme des suçoirs.

2) Les suçoirs ne manifestent pas les caractères de racines, ils s'enfoncent perpendiculairement dans les tissus de l'hôte. Ils ne présentent pas, au début, de différenciation de tissu libéro-ligneux. La différenciation vasculaire commence à se produire à partir de l'Ortie vers la Cuscute. Le sens de la circulation est uniquement basipète dans le suçoir ; il est basifuge dans les tiges nutantes.

Les suçoirs avortent lorsqu'ils sont privés de contact avec une plante hôte adéquate ou bien aussi lorsqu'ils touchent un support de verre entouré de papier filtre, aseptique, imbibé de glucose.

3) La Cuscute fleurit abondamment. Les conditions de cette floraison ont été recherchées ; on a pensé les trouver dans le contact avec les tiges d'Orties adultes en fleurs ou ayant fleuri. Mais les fleurs ont apparu sur la Cuscute également au contact avec des tiges d'Orties issues de semis et encore végétatives d'aspect. Des fleurs se sont aussi formées sur des tiges de Cuscutes adultes en contact avec un support artificiel imbibé de glucose ; mais ces Cuscutes adultes avaient préalablement été en contact avec une Ortie.

Les facteurs induisant la floraison pourraient être un complexe hormonal dont la synthèse aurait lieu dans les feuilles de l'Ortie et serait absorbé par les suçoirs. Mais nous sommes amenés à penser, à la suite de la production de fleurs sur tige de Cuscute adulte en contact avec papier buvard glucosé, que de tels fac-

teurs pourraient exister dans la Cuscuta elle-même. Il convient dès lors de rechercher l'origine de ces facteurs.

4) Il est clair que le glucose est un élément trophique indispensable. L'application de glucose sur une région haustoriale de la Cuscuta provoque l'apparition de cambium et de tissus vasculaires. Il semble que ce parasite ait grand besoin de substances glucidiques et qu'un apport artificiel supplémentaire de ces substances éveille des activités méristématiques ou cambiales que *Cuscuta europaea* ne présente pas généralement.

5) La graine de Cuscuta contient un albumen ; l'embryon se transforme en une plantule anormale, consistant en un filament sans cotylédons, sans radicule et sans tissus conducteurs. Ce filament meurt après avoir formé un premier haustorium à son extrémité distale, c'est-à-dire après avoir pu s'enrouler autour d'un support et constituer une spire munie de suçoirs (un premier haustorium). A partir de ce niveau, l'axe porte des écailles et, organographiquement, peut être considéré comme une tige.

6) Le fait que l'embryon est dépourvu d'une radicule et de cotylédons nous a engagés à considérer cet embryon et la plantule qui en résulte comme un matériel intéressant pour la recherche des facteurs fondamentaux de l'organogénèse. En ce qui concerne la rhizogénèse, nous constatons que l'acide β -indol acétique est inactif, confirmant notre opinion sur la nécessité d'autres facteurs substantiels, comme par exemple les substances à radicaux orthodiphenol et les enzymes du type phenol-oxydase aboutissant avec les auxines à la constitution du complexe Rhizocaline (*).

Université de Liège, Institut de Botanique.

Laboratoire de Physiologie végétale et Centre de recherches
sur les hormones végétales (I.R.S.I.A.).

(*) Nous désirons exprimer nos vifs remerciements au personnel de l'Institut Botanique de l'Université de Liège et de l'I.R.S.I.A. qui nous a aidés avec un entier dévouement.

BIBLIOGRAPHIE

1. L. BAILLAND, Les mouvements de croissance des tiges volubiles et la pesanteur. 8^e Congrès intern. Bot. Sections 11 et 12, Paris, 1954.
2. R. BOUILLENNE et F. WENT, Recherches expérimentales sur la néoformation de racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures. Ann. J. Bot. Buitenzorg, **43**, 1933.
3. R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND, Contribution à l'étude des facteurs de croissance des racines. Bull. Soc. Bot. Belgique, **71**, 1939.
4. R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND, Le bouturage des Houx au moyen des hormones d'application. Bull. Hort. Liège, **3** (12) ; 1948.
5. R. DAVID, Les hormones végétales. Presses Universitaires de France, 1952.
6. A. GRAVIS, Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica* L. Mém. Acad. Roy. Sc. Belg., **57**, 1898.
7. M. MIRANDE, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Cuscutacées. Bull. Scien. de France et de Belgique, **35**, 1900.
8. M. MOLLIARD, Cultures saprophytiques de *Cuscuta monogyna* C. R. Acad. Sci. **147** (16), 1908.
9. G. PEIRCE, On the structure of the haustoria of some Phanerogamic Parasites. Ann. of Bot. **7** (27), 1893.
10. Ed. STRASBURGER, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Fischer-Yena, 1894.
11. M^{me} J. TRONCHET, Nutation de jeunes tiges de Cuscutées en présence de tuteurs ; observations suivies de contacts. Bull. Soc. Hist. Nat. du Doubs, **56**, 1952 et Ann. scient. Univ. Besançon, **9**, 1952.
12. M^{me} J. TRONCHET, Quelques remarques sur la nutation de jeunes tiges de Cuscutées. Ann. Scient. Univ. Besançon, **8** (1), 1953.
13. M^{me} J. TRONCHET, Marche de la croissance des plantules de *Cuscuta gronovii* cultivées sur sable mouillé avec de l'eau distillée. Ann. Scient. Univ. Besançon, **8** (6), 1953.
14. R. VON WETTSTEIN, Handbuch der Systematischen Botanik. Fr. Deuticke, Leipzig 1933.

LES GIBBÉRELLINES, FACTEURS DE CROISSANCE CHEZ LES VÉGÉTAUX SUPÉRIEURS.

par M^{me} M. BOUILLENNE-WALRAND

Laboratoire de Phytochimie, Université de Liège

Résumé. — L'identification de l'acide gibbérellique (GA_3) comme constituant des systèmes biochimiques naturels chez les végétaux supérieurs soulève le problème important des rapports fonctionnels entre l'acide β indol-acétique (A. I. A.) et gibbérellines, en tant que facteurs de croissance cellulaire. Ces rapports peuvent être étudiés par l'intermédiaire de l'Hydrazide maléique (H. M.), anti-auxine, inhibiteur des actions physiologiques de l'A. I. A.

L'acide gibbérellique lève partiellement ou totalement l'inhibition de croissance imposée à *Zea Maïs* par H. M.

L'acide gibbérellique et l'H. M., administrés *seuls* ou en combinaison (H. M. + GA_3), augmentent nettement le taux d'A. I. A. endogène chez les feuilles de *Zea Maïs*.

Par contre, l'A. I. A. administré de l'extérieur n'a pas d'action sur le taux de l'A. I. A. (libre ou lié) des feuilles de *Zea Maïs*.

Il est bien curieux de constater la similitude historique des découvertes qui concernent d'une part l'acide B indol-acétique ou hétérauxine (A. I. A.) et d'autre part les complexes gibbérelliques.

L'A. I. A. fut identifié d'abord chez des organismes inférieurs (*Rhizopus-Aspergillus*), ensuite chez les végétaux supérieurs.

Les complexes gibbérelliques, isolés d'abord de *Gibberella fujikoroï* (forme conidienne de *Fusarium heterosporum*), agent pathogène des champs de riz dans les régions intertropicales, furent ensuite identifiés et isolés des végétaux supérieurs, grains très jeunes de *Phaseolus vulgaris* ou *Phaseolus multiflorus*, et de *Echinocystis macrocarpa* (*).

Bien que ces deux groupes de substances, hétérauxine et complexes gibbérelliques ne présentent pas de parenté chimique, (l'une est

(*) Des renseignements détaillés sur cette question ont paru en français (M. BOUILLENNE, 1958 — CHOUARD, 1958).

un dérivé indolique, les autres sont dérivées du fluorène et ne contiennent pas d'N) il semble qu'on doive les considérer comme deux types de facteurs endogènes, comme deux hormones différentes, contrôlant les mêmes phénomènes de croissance (tout au moins partiellement). Cependant il y a entre eux des différences fondamentales, physiologiques et biochimiques qui permettent de considérer que les végétaux ont au moins deux processus de croissance à leur disposition.

Cette façon de voir est supportée par quelques faits expérimentaux.

On sait que le phénomène d'allongement cellulaire, contrôlé par l'A. I. A. (extension de la jeune membrane cellulaire, puis prise d'eau) dépend de phénomènes métaboliques qui tirent leur énergie du système cytochrome — cytochrome oxydase THIMANN (1953). L'oxyde de carbone, qui inhibe à l'obscurité ce système oxydasique terminal inhibe aussi l'extension cellulaire et la prise d'eau. A la lumière, l'inhibition oxydasique est levée, et en présence d'A. I. A., l'allongement cellulaire se produit.

Or, l'action de croissance due au complexe « gibbérelline » est indépendante de la lumière et du système cytochrome — cytochrome-oxydase.

Diverses autres expériences réalisées par KATO (1957) amènent également cet auteur à supposer que l'action du complexe gibbérelline n'est pas liée aux oxydases terminales (cytochrome-oxydases ou oxydases cupriques).

Un problème préoccupe actuellement de nombreux chercheurs : celui des relations physiologiques entre auxines et gibbérellines. Existe-t-il une relation fonctionnelle entre ces deux corps ?

Certains auteurs ont tenté de résoudre cette question par l'utilisation de l'Hydrazide maléique (H. M.). On sait que l'Hydrazide maléique est un inhibiteur de l'A. I. A. dans les phénomènes d'élongation cellulaire. Il est donc intéressant d'étudier les rapports entre Hydrazide maléique et gibbérellines (*). Pourra-t-on considérer l'Hydrazide maléique comme une anti-gibbérelline ?

BUKOVAC et coll. (1956) considèrent que la gibbérelline peut annuler entièrement l'inhibition de croissance due à H. M. ; tandis que BRIAN et coll. (1957) concluent que l'Hydrazide maléique

(*) Le terme gibbérellines englobe les constituants du complexe gibbérellique.

réduit ou même empêche la réponse à la gibbérelline (selon la concentration d'H. M. utilisée).

Nous avons effectué à Liège un certain nombre d'expériences en utilisant comme matériel vivant *Zea Maïs*, plante que nous traitons soit avec l'ac. gibbérellique seul, soit avec

ac. gibbérellique + A. I. A. ou

ac. gibbérellique + H. M.

Les témoins sont traités par de l'eau ou de l'A. I. A. seul ou de l'H. M. seul.

Nous parlerons aujourd'hui des effets de croissance et des teneurs en A. I. A. chez les plantes traitées comme il vient d'être dit.

En général, les plantes sont âgées de 15 jours au moment du traitement qui est effectué en 2-3 ou 4 applications des produits, soit par aspersion de toute la plante, soit en laissant tomber 0,2 cc de solution dans le cornet des feuilles supérieures de chaque plante.

Les solutions employées sont :

I	eau	
II	sol. ac. gibbér.	0.010 %
III	sol. ac. A. I. A.	0.020 %
IV	II + III	
V	sol. d'H. M.	0.2 %
VI	V + II	

Voici les résultats de hauteur totale par plante enregistrés dans deux séries d'expériences (15 à 20 plantes par expérience).

		Après 11 jours	Après 20 jours
		en m/m	
I	Tém.	319	327
II	Ac. Gib.	439	825
III	A. I. A.	—	365
IV	II + III	392	505
V	H. M.	257	240
VI	V + II	358	550

Il est clair que l'ac. gibbérélique active considérablement la croissance de jeunes feuilles de Maïs, aussi bien du limbe que de la gaine foliaire.

Il est clair aussi que l'ac. gibbérélique additionné d'A. I. A. ou d'H. M. active la croissance. Il lève de manière évidente mais non totale l'inhibition de croissance due à l'H.-M. seul.



Figure 1

Plantes de Maïs âgées de 35 jours.

A gauche : témoin.

A droite : traitées à l'acide gibbérélique.

La *fig. 1* donne l'image de l'action gibbérélique sur des jeunes plantes de Maïs qui ont reçu 3 traitements successifs à 2 jours

d'intervalle. La photo est prise 20 jours après le premier traitement :

à gauche les plantes témoin ;

à droite les plantes traitées à l'acide gibbérellique.

L'acide gibbérellique active non seulement la croissance des feuilles mais aussi celle des jeunes tiges.

La *fig. 2* reproduit une plante de chacun des lots de la 2^e série expérimentale, débarrassées des gaines foliaires. On voit que l'acide gibbérellique est un activateur énergique de la croissance des tiges et est physiologiquement prépondérant vis-à-vis de l'A. I. A ou de l'H. M.



I II III IV V VI

Figure 2

Tiges de Maïs de 40 jours.

De gauche à droite :

I : témoin — II : traitée à l'acide gibbérellique — III : traitée à A. I. A. —
IV : traitée à A. I. A. + ac. gibbér. — V : traitée à H. M. — VI : traitée
à H. M. + ac. gibbér.

Nous confirmons donc les résultats obtenus par BRIAN et coll. (1957) pour Pois nains Météor, par BUKOVAC et WITTWER (1956) sur Haricots (Blue Lake pole Beans) qui enregistrent tous deux une activation de croissance de jeunes tiges traitées par l'acide gibbérellique seul ou en combinaison avec H. M. Cependant, les conclusions de ces auteurs sont diamétralement opposées : pour

BRIAN, H. M. réduit la vitesse de croissance des plantes traitées à l'ac. gibbérellique, d'une manière proportionnelle à sa concentration. Pour BUKOVAC, l'ac. gibbérellique lève l'inhibition de croissance due à H. M.

BRIAN prend cette attitude parce qu'il pense que dans la plante, A. I. A. et ac. gibbérellique constituent un seul système fonctionnel de la croissance et que par conséquent l'H. M. qui bloque l'A. I. A. doit aussi inhiber l'acide gibbérellique et cela proportionnellement à sa concentration.

L'autre théorie est que l'ac. gibbérellique (GA_3) fonctionne selon un système indépendant de celui de l'A. I. A. et qu'ainsi il peut lever l'inhibition due à l'H. M. grâce à un autre système biochimique de croissance. Dans l'état actuel de la recherche, on ne peut encore avoir de certitude quant aux liaisons endogènes du complexe gibbérellique.

Nous avons effectué des dosages d'A. I. A. libre et combiné sur des plantes traitées par l'acide gibbérellique seul, l'A. I. A. seul, l'H. M. seul ou des combinaisons d'acide gibbérellique et d'H. M. ou d'A. I. A. Les résultats nous paraissent intéressants : l'acide gibbérellique augmente la teneur en A. I. A. des tissus comme l'H. M. le fait également.

AUDUS en 1957 a aussi observé que l'H. M. augmentait considérablement le taux d'A. I. A. dans les racines de Pois.

L'A. I. A. donné de l'extérieur n'a aucune influence sur les teneurs des tissus en A. I. A. endogène.

Or si on donne de l'acide gibbérellique et de l'A. I. A. la teneur en A. I. A. augmente.

Voici quelques chiffres d'A. I. A. libre et combiné trouvés dans nos analyses et exprimés en γ par kilog. de poids frais :

Plantes traitées par Témoins	Ac. gibbér.	H. M.	H.M. + gibbér.	A.I.A.	A.I.A. + gibbér.
A. I. A. libre 8,8	24	16,2	21	7,9	24,3
A. I. A. lié 9,8	—	29	9,6	—	14,5

De ces résultats il semble se dégager que tout comme l'H. M.

l'acide gibbérellique augmente le *taux d'A. I. A.* dans les tissus (avec des résultats physiologiques diamétralement opposés) (*).

Certains auteurs HAYASHI et MURAKAMI (1953) pensaient que la gibbérelline accélère la formation d'A. I. A. aux dépens du tryptophane et que l'action de la gibbérelline se ferait par l'intermédiaire de la synthèse auxinique.

BRIAN en 1957 rejoint leur hypothèse et pense à un système endogène auxine-gibbérelline fonctionnant chez les plantes supérieures : il faut une certaine teneur en auxine dans les tissus pour que la gibbérelline manifeste son pouvoir auxinique.

Nos résultats semblent corroborer les hypothèses de ces derniers chercheurs mais il faudra encore d'autres expériences avant d'éclaircir ce point extrêmement important soulevé récemment par la découverte que les gibbérellines existent chez les végétaux supérieurs et qui demande des précisions sur la question de savoir quels sont les rapports fonctionnels dans la plante entre les deux hormones : acide β -indol-acétique et gibbérelline?

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

1. M^{me} M. BOUILLENNE-WALRAND, Les gibbérellines, facteurs auxiniques chez les plantes supérieures ; *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège*, 9-10 : 226-245, 1958.
2. P. W. BRIAN et H. G. HEMMING, Growth responses of plants to gibberellic acid. *Annals of Applied Biology*, 45, 3 : 489-497, 1957.
3. P. W. BRIAN et H. G. HEMMING, Complementary action of Gibberellic acid and auxins in Pea internode. *Annals of Botany* 22, 85 : 1-17 ; 1958.
4. M. J. BUKOVAC et S. H. WITTEWER, Gibberellic acid and extension in higher plants. I General growth responses. *Quart. Bull. Mich. Agric. Exper. Stat.* 39 : 307-1956.
5. P. CHOUARD, Les gibbérellines nouveaux facteurs de croissance des plantes à fleurs. *Revue Horticole* 2.222 : 1793-1805 (1958).
6. J. KATO, Studies on the Physiological effect of Gibberellin I. On the differential action between Gibberellic acid and Auxin. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Ser. B XX* — 189-94, 1953.

(*) Nous venons de prendre connaissance d'un travail de P. E. PILET et W. WURGLER (1958) qui montrent que les Gibbér. provoquent une inhibition de l'activité auxine-oxydasique. Cette conclusion est en accord avec nos résultats de dosage.

7. J. KATO, *Physiologie Plantarum*, 1957.
8. P. E. PILET et W. WURGLER, Action des gibbérellines sur la croissance et l'activité auxine-oxydasique du *Trifolium ochroleucum* Hudson. *Bull. Soc. Bot. Suisse*. 68 : 54-63, 1958.
9. K. THIMANN et all. Terminal oxidases and Growth in Plant Tissues I-II. *Arch. of Bioch. and Biophys.* 47 (1), 190-213, 1953.

INFLUENCE DE LA STREPTOMYCINE
SUR LE COMPLEXE PIGMENTAIRE D'UNE ALGUE BLEUE,
Phormidium uncinatum Gom.

par M^{me} M. BOUILLENNE-WALRAND
Laboratoire de Phytochimie de l'Université de Liège

Le problème de l'interaction des pigments chlorophylle — phyco-cyanine — phycoérythrine dans la photosynthèse chez les algues bleues ou rouges constitue un point particulièrement intéressant de la physiologie des organismes inférieurs.

M. CLENDON et BLINKS (1952), en broyant des cellules d'algues rouges avec des produits de haut poids moléculaire (dextrine, albumine de l'œuf, polyéthylène glycol, carbowax 4.000) ont obtenu des suspensions de plastides contenant tous les pigments. Ces suspensions de plastides intacts sont capables de réaliser la réaction de HILL, c'est-à-dire la photolyse de l'eau, avec le ferricyanure comme oxydant.

La mise en solution de la phycoérythrine dans le milieu à partir de ces plastides, par exemple par des solutions concentrées de saccharose, arrête la réaction de HILL.

Ces expériences prouvent que dans les algues rouges étudiées par ces auteurs la phycoérythrine (*) n'est pas distribuée dans le cytoplasme mais localisée dans les plastides à côté des chlorophylles et des caroténoïdes et qu'au sein de ceux-ci, elle semble jouer un rôle dans la réaction de HILL.

Dans le cas d'algues bleues qui ne possèdent pas de plastides mais dans lesquelles on observe que les pigments chlorophylliens sont groupés en granas, J. B. THOMAS et de ROVER (1955) ont montré sur *Synechococcus cedrorum* que l'enlèvement soigneux de la phyco-

(*) Les phycocchromoprotéïdes des Algues bleues ou rouges sont des protéines conjuguées (KYLIN) dont les groupes prosthétiques colorés, phycobilines sont apparentés aux pigments biliaires.

Reçu le 12 mars 1959.

cyanine détruit la capacité photochimique de l'appareil photosynthétique et ils en concluent que la phycocyanine doit être localisée aussi dans les complexes pigmentaires des granas dont les lamelles comporteraient des couches mono-macromoléculaires d'au moins deux composés protéiques.

Cependant, comme le font remarquer ces derniers auteurs, il se pourrait que le traitement utilisé pour extraire le pigment phycocyanine ait endommagé dans les granas le système enzymatique actif dans la réaction de HILL ou ait désorganisé la structure lamellaire des granas, par l'enlèvement de la phycocyanine pour autant qu'elle y soit localisée.

La question n'est donc pas tranchée sur le point de savoir si l'activité photosynthétique des phycochromoprotéines des algues bleues et rouges est obligatoirement liée au fonctionnement des chlorophylles, en d'autres termes, si elles servent uniquement de transmetteurs de l'énergie lumineuse à la chlorophylle *a*, ou si elles remplissent dans les cellules d'autres rôles secondaires (KRAUSS, 1958).

On sait que les rapports quantitatifs chlorophylle — phycobiline varient avec la lumière et la température. D'une manière générale, en lumière faible et haute température, les teneurs en phycoérythrine et phycocyanine sont proportionnellement plus élevées que celles des chlorophylles (2,8 % chlorophylle *a*, 1,2 % de carotène, 24 % de phycocyanine dans les cellules d'*Anacystis* (Cyanophycée) (MYERS et KRATS, 1955).

On sait aussi depuis plusieurs années que l'action des antibiotiques et notamment de la streptomycine sur les cultures d'algues (PROVASOLI et all., 1948, DUBE J. F., 1952) permet d'obtenir des races permanentes d'algues dépourvues de chlorophylle. Les concentrations d'antibiotiques nécessaires pour obtenir ces résultats varient considérablement avec les différentes espèces mais on ne connaît encore rien sur le mécanisme de cette action de l'antibiotique expérimenté.

En ce qui concerne les végétaux supérieurs, il a été prouvé dans nos laboratoires (M. LEDOYEN, 1957) que la streptomycine, agissant sur les germinations d'orge, empêche la formation de la protochlorophylle, à condition que les plastes ne soient pas encore différenciés ; s'ils sont déjà différenciés, la protochlorophylle subsiste, et se transforme en chlorophylle à la lumière avec cette seule différence

que la transformation se fait plus lentement que dans une plante normale.

De plus, la streptomycine intervient profondément dans le fonctionnement des chloroplastes, elle entrave aussi bien l'action des chlorophylles *a* et *b* que celle des autres pigments foliaires. Selon M. LEDOYEN, elle toucherait à la *structure même du chloroplaste*.

SMITH et BENITEZ (1954) ont aussi proposé que l'hydrogénation de la protochlorophylle dépend non seulement de la photo-excitation des molécules mais aussi de la disposition spatiale de celles-ci.

La streptomycine agissant sur les plastides des algues rouges peut donc avoir une action non seulement sur la chlorophylle elle-même, mais aussi sur les phycoprotéines et sur la structure des lamelles qui contiennent le complexe chlorophylle lipo-protéine-phyco-biline. Il apparaît donc intéressant de suivre le comportement des algues soumises à la streptomycine.

Nous avons porté notre attention sur l'étude d'une algue bleue, *Phormidium uncinatum* Gom. :

1. Parce que les cellules de cette algue ne contiennent pas de plastides organisés et que les pigments chlorophylliens y semblent dispersés dans le protoplasme sans former de granas comme c'est le cas pour *Sinechococcus cedrorum*.

2. Parce que cette espèce est cultivée sans interruption depuis 1937 dans notre laboratoire, où elle a servi à l'extraction et à la cristallisation de la Phycocyanine (M. BOUILLENNE-WALRAND et L. DELARGE, 1937).

Nous cherchons à savoir si un traitement approprié à la streptomycine détruit simultanément les pigments chlorophylliens et la phycocyanine.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX.

Une série d'Erlenmeyers contenant chacun 100 cc de milieu de culture est passée à l'autoclave. Au moment de l'ensemencement avec *Phormidium uncinatum*, on ajoute dans chaque flacon respec-

tivement : $\frac{1}{10}$, $\frac{2}{10}$, $\frac{3}{10}$, $\frac{4}{10}$, $\frac{5}{10}$, $\frac{6}{10}$, $\frac{7}{10}$, $\frac{8}{10}$, $\frac{9}{10}$, 1 cc d'une solution de streptomycine à 1 %. Deux Erlenmeyers témoins ne reçoivent que le milieu de culture. Tous les flacons reçoivent une même quantité de Phormidium, c'est-à-dire environ $\frac{1}{2}$ cm² du voile de la culture souche

sur milieu liquide (DETMER modifié). Les cultures sont mises dans une serre à la lumière du jour. Au bout de quelques jours, les algues sont devenues blanches dans tous les flacons sauf les témoins. Il n'y a plus aucune apparence ni de chlorophylle ni de phycocyanine.

Deux mois plus tard, tous les flacons sauf les témoins sont encore décolorés, les filaments cellulaires sont détruits.

Mais après quelques mois, les cultures contenant $\frac{1}{10}$, $\frac{2}{10}$, $\frac{3}{10}$ cc de streptomycine recommencent à verdir, à partir de cellules enkystées, de forme ovale et de différentes grosseurs, enveloppées dans un épais mucilage venant de la désagrégation des filaments.

On voit donc qu'il est possible de trouver une concentration de streptomycine qui, tout en détruisant temporairement les pigments, ne tue pas *Phormidium* et lui permet après un certain temps de reconstituer ses chromo-protéines.

Cette expérience a été recommencée deux fois avec les mêmes résultats : tous les flacons blanchissent (sauf les témoins) mais trois mois plus tard, tous les flacons contenant algues et streptomycine sont redevenus verts uniquement dans les Erlenmeyers qui contiennent de $\frac{1}{10}$ à $\frac{3}{10}$ de mgr de streptomycine.

En résumé, des cultures de *Phormidium uncinatum* Gom. traitées par des concentrations appropriées de streptomycine se décolorent totalement mais après un certain temps, reforment leurs pigments. Il est donc possible d'analyser ces cultures restées vivantes et de suivre l'évolution qualitative et quantitative des différents pigments. Ces expériences sont en cours.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

(¹) M^{me} M. BOUILLENNE-WALRAND et L. DELARGE : Contribution à l'étude des pigments végétaux : I. Extraction et cristallisation de la Phycocyanine de *Phormidium uncinatum* Gom. *Revue Génér. Bot.* **49**, 1937.

(²) DUBE J. F. : *Science*, **116**, 278-79, 1952.

(³) FREY-WYSSLING H. et STEINMANN E. *Vierteljahrssch. naturforsch. Ges. Zurich*, **98**, 1953.

(⁴) Robert W. KRAUSS : *Annual Rev. of Plant Physiol.* **9**, 107, 1958.

(⁵) M. LEDOYEN : *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège* **4**, 226, 1957.

- (⁶) Mc CLENDON et BLINKS : *Nature* **170**, 577, 1952.
- (⁷) MYERS J. et KRATZ W. A. : *Journ. Gener. Physiol.* **39**, 11-22, 1955.
- (⁸) PROVASOLI L., HUTNER S. H. et SCHATZ A. : *Procee. Soc. Expt Biol. Med.* **69**, 279, 1948.
- (⁹) PROVASOLI L., HUTNER S. H. et PINTNER I. J. *Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biol.* **16**, 1951.
- (¹⁰) SMITH J. BENITEZ et all. *Plant Physiology*, **29**, 1954.
- (¹¹) THOMAS J. B. et de ROVER W. : On Phycocyanine participation in the Hill reaction of the Blue green alga *Sinechococcus cedrorum*. *Biochem. et Biophys. Acta* **16**, 391-95, 1955.

LE CANCER CHEZ LES PLANTES.

par P. MANIL

Professeur à l'Institut agronomique, Gembloux

Résumé de la communication du Prof. P. MANIL

Les végétaux supérieurs sont sujets à de nombreuses affections à syndrome tumoral, de localisation et de faciès très divers. Ces « tumeurs végétales » sont causées, principalement, par des nématodes, des insectes, des microfungi, des bactéries, des virus, ou sont d'origine physiologique ou génétique.

Mais le terme « cancer végétal » semble s'appliquer surtout au « crown-gall » (ou « galle du collet »), découvert et étudié dès 1907, par E. F. SMITH et C. O. TOWNSEND. Car très rapidement, des analogies anatomiques et histologiques du « crown-gall » furent notées, avec certaines formes de cancer animal. Mais surtout, les travaux de P. R. WHITE et de A. C. BRAUN, notamment, montrèrent, il y a une quinzaine d'années, que la bactérie responsable, *Agrobacterium tumefaciens*, ne faisait en quelque sorte qu'initier le processus tumoral, lequel, une fois déclenché, pouvait se poursuivre indéfiniment en l'absence du microorganisme responsable au début. Car il est aisé d'obtenir, soit naturellement, soit artificiellement (par exemple, par un traitement thermique suivant de peu l'inoculation), des tumeurs parfaitement aseptiques, dont les cellules sont capables de perpétuer le changement drastique intervenu, par rapport aux cellules normales.

L'intérêt fondamental que présente le « crown-gall » n'a pas manqué de susciter, depuis une vingtaine d'années surtout, un courant de recherches extrêmement actif.

M. Manil évoque certains des travaux effectués, en France et aux États-Unis surtout, travaux ayant eu pour objet l'histologie et la cytologie des tumeurs, ou leur étude biochimique, ou les aspects « phytohormonaux » de la cancérisation « végétale », ou

la physiologie nutritive comparée des cultures de tissus tumoraux et de tissus sains, ou encore des essais de chimiothérapie au moyen, notamment, de composés actifs sur certaines formes de cancers animaux.

L'auteur de la communication insiste sur les travaux tout récents de R. M. KLEIN et de ses collaborateurs, travaux ayant montré la possibilité d'induire le processus tumoral au moyen de préparations bactériennes stérilisées par filtration. Le principe actif semble être un acide désoxyribonucléique.

Est alors montré et discuté, un schéma établi par Klein, tendant à donner une explication rationnelle du mécanisme d'induction du « crown-gall ». Quatre phases sont notées : « préinduction » avec intervention de substances traumatiques formées à la suite de la blessure d'inoculation ; « induction », dont l'agent déterminant serait le T. I. P. (« tumor inducing principle ») qui ne serait autre que l'acide désoxyribonucléique mentionné ci-dessus ; « transformation » proprement dite, ou phase hormonale, dépendant de l'hétérauxine, et enfin la phase terminale aboutissant à la transformation de la cellule potentiellement tumorale en cellule typiquement tumorale.

M. Manil évoque, en terminant, certaines de ses propres recherches ayant trait à la chimiothérapie du « crown-gall ». Des résultats positifs ont été observés, au moyen de l'azaguanine, de l'aminoptérine, du thiouracile, et enfin au moyen de certains composés anti-mitotiques de synthèse, utilisés en cancérologie animale expérimentale.

En conclusion, l'auteur de la communication fait part de sa conviction exprimée aussi, d'ailleurs, par d'autres, selon laquelle l'étude du « crown-gall » ne peut, du point de vue fondamental, être disjointe de l'étude du cancer, en général.

RESPIRATION AND PHOTOPERIODISM

By R. M. M. CRAWFORD (*)

B. Sc., Glasgow.

Résumé. — Les expériences réalisées dans le Phytotron de Liège ont montré que, à 20° C, constants *Salvia splendens* est une plante de jours longs. La méthode des transferts permet de conclure que cette plante est induite à fleurir très tôt, c'est-à-dire moins de trois semaines après le semis ; les fleurs apparaissent après cinq semaines.

A 27° C constant, les fleurs se montrent au 8^e nœud (au lieu du 6^e nœud à 20° C constant). Lorsque la température nocturne est de 27° C, pour une température diurne de 20° C, *Salvia* continue à manifester un retard dans la floraison en jours longs mais son aspect végétatif est quelque peu modifié.

Les nuits chaudes retardent donc la floraison mais augmentent la croissance des plantes.

L'activité respiratoire du méristème a été mesurée avec l'appareil de Warburg au moment de l'apparition des 1^{er}, 3^e et 5^e nœuds, soit avant, pendant et après l'induction florale. Pour le 1^{er} nœud, seulement, l'activité respiratoire est moindre en jours courts qu'en jours longs. Pour les deux autres nœuds il n'y a plus de différence ; d'autre part, en jours courts aussi bien qu'en jours longs l'activité respiratoire tend à diminuer au 5^e nœud.

On peut cependant changer l'activité respiratoire du bourgeon correspondant au 1^{er} nœud, en soumettant les cotylédons à des lumières de qualités différentes.

Le quotient respiratoire est toujours très bas avant la sexualisation. Il monte à un Q. R. $\approx$ 1.0 après la sexualisation.

Les études continuent pour voir si les changements morphologiques du méristème sont en rapport avec les différentes activités métaboliques des bourgeons terminaux et si ces différences correspondent à des particularités biochimiques particulières.

During the past academic year, a study has been begun in the Phytotron of the University of Liège on the biochemical changes that take place in the stem apex as a plant passes from the vegetative to the reproductive state. The plant selected for this work

(*) Carnegie scholar ; Depart. Botany, Liège University. Dir. Prof. R. BOUILLENNE.

was *Salvia splendens*, Sello, var. Feu de la Saint Jean. In the constant temperature condition of the Phytotron, *Salvia- splendens* is a long day plant.

Using the constant conditions of the Phytotron it was possible to determine at exactly what time the plants were induced to a « readiness to flower condition ». By microscopical preparations, the precise moment of the apparition of the flower primordia was also obtained.

Thus having this knowledge, it was possible to select terminal buds from plants in three conditions in long days.

- (1) Before the completion of flower initiation.
- (2) Just after flower initiation.
- (3) Just before the appearance of the flower primordia.

Controls buds were also taken from plants in short days at comparable times.

Using a Warburg respirometer, the respiratory activities of these buds have been measured. The measurments were repeated ten times for each class of buds. A statistical analysis of the results reveals the following facts :

(1) At the period when the flowers are induced in the plants in long days, (long day buds class 1), the oxygen uptake of these buds is found to be significantly higher than that of the corresponding buds in short days.

(2) There is a diminution in oxygen absorption and a consequent rise in the respiratory quotient, (carbon dioxide evolution remaining constant), as the plants age in both long and short days.

The research continues to try to determine in more precise biochemical terms the nature of these respiratory differences.

Experiments in the Phytotron also show that the flowering response of the plants to a particular light regime may be modified by the temperaturé, or temperature combinations at which the plants are grown. This aspect of the work is also receiving further attention.

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE.

**Recherches sur les Phénoloxydases
dans les hypocotyles de *Impatiens Balsamina* L.**

par Ch. KAMINSKI, (*)

Licencié en Sciences botaniques. Université de Liège.

Résumé. — Différentes méthodes ont été envisagées, pour mettre en évidence la présence d'un système phénoloxydasique dans les hypocotyles de *Impatiens Balsamina* L. dans le cadre des recherches sur l'intervention des phénoloxydases dans la formation des racines.

On a choisi comme la plus fructueuse, la méthode consistant en l'extraction d'une poudre acétonique à partir de jeunes hypocotyles inanitiés.

INTRODUCTION.

Les expériences que nous exposons dans ce travail ont pour but de vérifier un des points de la théorie émise dès 1945 par R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND à propos de la rhizogénèse.

Il doit exister dans les tissus capables de former des racines, un facteur X rhizogénique mobile. Ce facteur X, synthétisé dans les feuilles à la lumière, contrôle l'apparition de racines à la base soit d'un hypocotyle de jeunes plantules, soit de boutures. Ce facteur se distingue d'un second facteur mobile, l'auxine ou acide β indol-acétique qui, on le sait maintenant, participe aux réactions du métabolisme général des cellules végétales au niveau des chaînes réactionnelles intéressant les acides dicarboxyliques du cycle de KREBS (THIMANN). Selon BOUILLENNE et WENT, la première réaction rhizocalinique met en jeu ces deux facteurs. Elle se ferait selon R. et M. BOUILLENNE dans *certaines cellules* seulement, possédant un *facteur enzymatique* qui serait de nature *oxydasique*; déjà en 1933, en effet, BOUILLENNE a

(*) Présenté par M. R. BOUILLENNE.

montré que la néoformation des racines est un phénomène aérobique

Sous la direction du Professeur R. BOUILLENNE, divers chercheurs de Liège ont abordé certains aspects de cette manière de voir :

DELARGE (1939), par l'étude de la formation des racines secondaires à partir de méristèmes radiculaires cultivés in vitro, constate qu'une deuxième application d'auxine sur les racines secondaires formées à partir de ces méristèmes et obtenues par une première application d'auxines, ne provoque plus de néoformation de primordiums sur ces racines secondaires. Cela signifierait que lors de la première application d'auxine, celle-ci aurait réagi avec un facteur nécessaire à la néoformation des racines, jusqu'à l'épuiser. Ce très beau travail de DELARGE a été entièrement vérifié par John G. TORREY en 1950 sur racines de *Pisum*.

MOUREAU (1939) par des expériences sur des boutures de *Coleus*, confirme que dans les feuilles, il existe un facteur rhizogénique, non trophique, synthétisé à la lumière.

M^{me} A. THEUNISSEN-DEHOUSSE (1955) étudiant l'action de la tyrosine et d'autres acides aminés sur la formation des racines dans les hypocotyles de *Impatiens Baslamina*, met en évidence une interaction auxine-tyrosine, qui dans certaines conditions, a une action positive sur la rhizogénèse.

A l'étranger, la rhizogénèse a été également l'objet de très nombreux travaux dont nous citerons seulement quelques uns parmi les plus récents. Une bibliographie complète des travaux sur la rhizogénèse parus depuis 1933 devrait comprendre des centaines de publications.

H. BURSTRÖM (1953) se demande si l'auxine, à de faibles concentrations, serait réellement l'agent actif dans la néoformation des racines, ou si au contraire, tout en étant inactive à de faibles concentrations, elle agirait à des concentrations plus élevées, uniquement comme inhibiteur.

J. VAN OVERBEEK et Coll. (1946) pensent que l'on ne peut conclure à la présence indispensable dans les feuilles, d'une rhizocaline mobile intervenant dans la rhizogénèse, mais les expériences réalisées par eux ne paraissent pas convaincantes.

Par contre, A. GALSTON (1948) propose l'existence d'un facteur rhizogénique autre que l'auxine, chez *Asparagus*.

De même, John G. TORREY (1950) interprète l'action rhizogénique due à la décapitation des racines de Pois par une accumulation de substance rhizogène autre que l'auxine, dans la partie restante.

R. C. PECQUET (1957) dans des cultures de racines in vitro, étudie l'influence de l'ablation des parties apicale, centrale ou distale sur la formation des racines secondaires : il en conclut qu'il existe un facteur à action rhizogène dans les tissus de la racine, lequel est transporté vers la zone de formation des primordiums radiculaires ; cet auteur conclut également que ce facteur est différent de l'auxine.

STREET (1954) pense qu'une hormone naturelle autre que l'acide β indol-acétique contrôle l'activité des méristèmes de racines de tomates. L'auteur fournit des dessins étrangement semblables à ceux de DELARGE.

Enfin, Eike LIBBERT (1956) tout en n'acceptant pas en bloc la théorie de la rhizocaline, affirme que l'auxine et un facteur X mobile, interviennent dans la formation des racines en se combinant selon la loi d'action des masses.

D'autre part, l'auxine agirait également dans la rhizogénèse suivant le logarithme de sa concentration, indépendamment du facteur X. L'auteur conclut :

« Non seulement la formation de racines adventives, mais aussi le mécanisme de la régulation végétale de la formation des racines adventives, est un procédé compliqué. Ce qui est à désirer, c'est surtout une meilleure connaissance des différents composants du complexe rhizocaline ».

Il apparaît donc que de nombreux chercheurs se sont rejoints pour confirmer l'existence d'une substance rhizogénique mobile autre que l'auxine.

L'étude que nous présentons aujourd'hui aborde un aspect de la rhizogénèse qui est encore peu exploré à l'heure actuelle : Si l'on admet l'existence d'un facteur rhizogénique mobile X, si l'on accepte que des corps phénoliques (NOEL-SIRONVAL) interviennent dans les premières réactions rhizocaliniques, il convient de rechercher la présence d'enzymes oxydatifs c'est-à-dire

des phénoloxydases pouvant intéresser ces corps phénoliques ; ces enzymes devraient pouvoir être mis en évidence dans les cellules à partir desquelles se développeront les primordiums radiculaires. (Rappelons que la formation des racines est un phénomène aérobique).

Nous avons donc entrepris de déterminer si dans les cellules d'hypocotyles d'*Impatiens Balsamina* qui sont le point de départ des racines, on peut déceler une activité phénoloxidasique et s'il est possible d'extraire de ces mêmes hypocotyles un complexe fermentaire ayant les propriétés enzymatiques des phénoloxydases.

Remarquons dès l'abord qu'actuellement le terme de phénolase (ou phénoloxydase) englobe tous les ferments contrôlant l'oxydation des substances à radicaux mono ou o. diphénoliques. Il remplace donc les mots anciens de tyrosinase, polyphénoloxydase, catécholase, DOPA (3,4-dihydroxyphénylalanine) — oxydase.

Une des premières phénoloxydases connues, la tyrosinase, a été extraite pour la première fois par BERTRAND (1896). Celui-ci a montré que le noircissement de la tyrosine est dû à une oxydase. En général, le phénomène de noircissement chez les végétaux est dû à des phénomènes d'oxydation enzymatique, où interviennent des phénoloxydases et les substrats les plus divers comme les anthocyanes, les flavones, les glycosides, les tannins et leurs dérivés, etc... Le noircissement peut être un phénomène naturel (brunissement des téguments) ou être provoqué par des lésions mécaniques ou physiologiques. L'extraction et la purification des phénoloxydases et notamment de la tyrosinase, ont été réalisées par de nombreux chercheurs. On a utilisé comme matériel, surtout les tubercules de pommes de terre et les Psallioties riches en cet enzyme : KUBOWITZ (1938), KELLIN et MANN (1938) KERTESZ (1957). KUBOWITZ (1938) a montré que cet enzyme contenait comme groupement prosthétique non dialysable l'ion Cu^{++} . Il montra encore que l'ion Cu^{++} pouvait être libéré par HCN et entraîné par lui, ce qui provoque l'inactivation de l'enzyme. Par la réunion de l'apoferment et de l'ion Cu^{++} , on reconstitue l'enzyme actif : KUBOWITZ mit également en relief l'inhibition de l'enzyme par CO , cette inhibition n'étant pas levée à la lumière, contrairement à ce qui se passe pour les cytochrome-oxydases.

Enfin, il montra que l'oxydation des monophénols était accélérée en présence d'une très faible quantité de catéchol : le catéchol serait oxydé en quinone, laquelle oxyderait les monophénols. Le catéchol agirait en somme comme un catalyseur.

L'oxydation de la tyrosine et de la DOPA par la tyrosinase aboutit à la formation de *mélanine*.

Les pigments mélaniques, produits ultimes de l'oxydation de substrats phénoliques, (tyrosine — DOPA) apparaissent rarement dans les organes végétaux fonctionnels qui ne sont ni mourants, ni blessés, par conséquent dont le protoplasme n'est pas physiquement désintégré. De plus, lorsque la mélanisation est perceptible, elle est souvent très localisée. THOMAS (1955) cite quelques cas de *mélanisation naturelle* et souligne l'intérêt d'investigations dans ce sens.

Pourtant, les substrats de la mélanogénèse comme aussi les enzymes correspondants ne sont pas rares chez les végétaux (ONSLow 1931).

L'absence de mélanogénèse naturelle peut être due soit à l'absence de l'un des corps réactionnels, soit à ce que ferment et substrat ne sont pas en contact, ou encore à ce que oxygène et substrat ne sont pas en même temps mêlés au complexe enzyma-

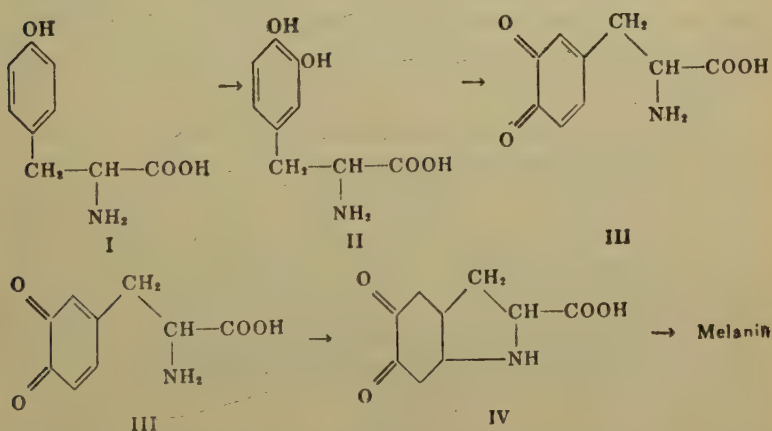


FIG. I. — Schéma de RAPER. Oxydation de la tyrosine.

- I Tyrosine.
- II Dopa.
- III Dopa Quinone
- IV Dopachrome.

tique (par exemple si l'oxygène est fixé par des inhibiteurs de la réaction mélanique, acide ascorbique, groupes — SH, etc... fortement réducteurs).

Le mécanisme de la mélanisation a été étudié par de nombreux chercheurs et est encore aujourd'hui l'objet de discussions. Cependant, le schéma de RAPER (cité par DAWSON et TARPLEY, 1954) est encore généralement accepté comme point de départ (Fig. I).

* * *

La plupart des travaux traitant des phénoloxydases soulignent l'importance de ces enzymes dans le métabolisme végétal. Ces recherches sont pour nous d'une très grande importance, vu le rôle essentiel attribué par R. et M. BOUILLENNE aux phénoloxydases dans la formation des racines.

BOSWELL et WHITING (1938) affirment que 2/3 de la respiration des tranches de pommes de terre dépend de la « tyrosinase » ; BAKER et NELSON (1943) arrivent à la même conclusion à savoir qu'une grande partie de la respiration se trouve sous le contrôle de la tyrosinase. ROBINSON et NELSON, cités par DAWSON et TARPLEY (1954) proposent le schéma suivant pour interpréter l'intervention des oxydases dans la respiration (Fig. II).

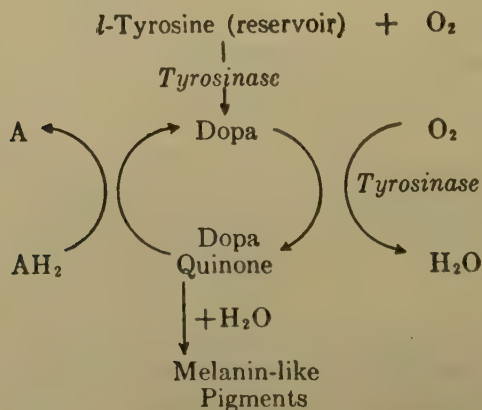


FIG. II. — Schéma de ROBINSON et NELSON. Intervention de la « tyrosinase » dans la respiration.

Récemment, WOSILAIT et al. (1954) ont présenté les résultats expérimentaux suggérant que des phénoloxydases telles que « polyphénoloxydase » et « laccase » ⁽¹⁾ peuvent être couplées à la « quinone réductase » extraite des Pois ; celle-ci jouant alors le rôle de transporteur d'électrons.

En quelque sorte, la réaction de réduction de la DOPA-quinone dans le schéma de ROBINSON et NELSON serait catalysée par la « quinone-réductase ».

H. S. MASON (1955) passant en revue de nombreux travaux sur la question conclut à l'intervention des phénoloxydases dans la respiration des plantes : par contre, JAMES (1953) estime que le rôle des phénoloxydases dans la respiration est difficile à établir. En effet, un des critères principaux de l'intervention des phénoloxydases dans la respiration est l'inhibition de la respiration par CO, irréversible à la lumière. Or, selon lui, ce phénomène a été trop peu observé dans le monde végétal.

Dans un autre domaine, des travaux récents permettront, si leurs résultats sont confirmés, d'attribuer aux phénoloxydases un rôle en tant qu'*auxine-oxydase*. On voit immédiatement le rapport que l'on pourrait établir avec les phénomènes de morphogenèse et en particulier de rhizogenèse, lesquels dépendent partiellement de l'équilibre auxinique.

En 1948, TANG et BONNER à la suite d'autres chercheurs, mettent en évidence une oxydase inactivant l'acide β indol acétique. Cet enzyme serait fonctionnel dans des tissus non exposés à la lumière ; (à la lumière, on constate l'augmentation de la concentration d'un inhibiteur thermostable de cet enzyme) ; or les tissus étiolés montrent les symptômes d'une activité anormale des auxines.

Donc, cet enzyme pourrait régler l'équilibre auxinique dans les tissus non exposés à la lumière. Selon eux, cette oxydase est inhibée par KCN, et l'inhibition par CO est réversible à la lumière ; il s'agirait donc d'une cytochrome-oxydase. Par contre,

⁽¹⁾ Le terme « laccase » s'applique à un ferment que l'on extrait surtout de *Rhus* et qui catalyse l'oxydation de diphénols en *position para*. Il existe une autre oxydase dont le groupement prosthétique est également cuivrique, comme pour « phénoloxydase » ou « laccase » mais dont le substrat est l'acide ascorbique (acide ascorbique-oxydase).

WAGENKNECHT et BURRIS (1950) reprenant les expériences de TANG et BONNER estiment que dans leur méthode l'oxygène agissait comme un facteur limitant et qu'en réalité, CO n'a aucune influence sur l'activité de l'AIA oxydase. Les inhibiteurs sélectifs des phénoloxydases inhibent l'activité de cette AIA oxydase et ils lui attribuent donc les propriétés d'une phénoloxydase et non d'une cytochrome oxydase.

Enfin, en 1956, WINSLOW R. BRIGGS et Peter R. RAY montrent qu'en présence de catechol ou de pyrogallol, la « tyrosinase » extraite des champignons inhibe l'activité de AIA ; selon eux, ce sont les quinones au cours de l'oxydation de ces substrats qui inactivent AIA en se condensant directement au noyau indol de AIA. Ces dernières recherches méritent d'être suivies de près dans le cadre de la rhizogenèse.

En conclusion, les recherches faites ces dernières années mettent l'accent sur le rôle des *phénoloxydases* dans la *respiration* et sur l'activité des *auxines*, deux facteurs importants du processus de la rhizogenèse.

Dans l'exposé qui va suivre, nous montrerons que l'on peut extraire des tissus d'hypocotyles d'*Impatiens Balsamina*, un complexe fermentaire ayant les caractères d'une phénoloxydase et que d'autre part les massifs cellulaires du péricycle d'où partent les primordiums radiculaires peuvent présenter une réaction mélanique intense en présence d'un mélange tyrosine-DOPA.

I. — EXPÉRIENCES PRÉLIMINAIRES.

EXTRACTION DU COMPLEXE OXYDATIF.

1) Matériel et méthodes.

Nous avons effectué nos expériences avec *Impatiens Balsamina*, L. var. *Camelia* ; cette plante est employée couramment à l'Institut de Botanique de Liège, depuis 1935, date à laquelle elle fut choisie par R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE WALRAND comme root-test. En effet, cette espèce constitue un excellent matériel expérimental pour l'étude de la rhizogenèse ; NOEL

(1946) a insisté sur les nombreux avantages que présente cette plante :

« germination rapide, régulière, continue, à la lumière comme à l'obscurité, obtention aisée de plantes homogènes, tissus fermes, sans être trop durs, assez transparents, apparition rapide des racines, allongement rapide de l'hypocotyle et de l'épicotyle... »

En conclusion, ce matériel végétal permet d'obtenir en peu de temps une grande quantité d'hypocotyles et d'épicotyles bien droits, se prêtant facilement à la confection de coupes nombreuses et cela, pour des plantes d'âges très différents, cultivées dans des conditions les plus variées.

Ces propriétés nous ont été très utiles, aussi bien pour les expériences d'extraction que pour les expériences histo-chimiques.

2) *Choix des techniques.*

Nous avons dit que les travaux de nos prédécesseurs ont permis d'émettre l'hypothèse qu'il existe chez *Impatiens Balsamina* notamment dans les hypocotyles, une activité de phénoloxydase liée aux phénomènes de Rhizogenèse, puisqu'aussi bien on a pu y mettre en évidence (NOEL-SIRONVAL) des corps qui sont parmi les substrats des réctions phénoloxydasiques.

D'autre part, lorsque les balsamines sont l'objet de lésions mécaniques (écrasement) ou physiques (action du froid) on voit apparaître une *zone noire* dans la région lésée. L'extraction et la chromatographie du pigment noir ont fourni des arguments en faveur de la nature mélanique de ce pigment. (M. BOUILLENNE-WALRAND et M^{me} THEUNISSEN — travail en voie de publication.)

On sait que souvent, la formation d'une zone noire dans un végétal indique une oxydation enzymatique de substances à radicaux phénolés (THOMAS 1955). Dans des conditions normales, les quinones formées au cours de l'oxydation enzymatique de ces radicaux sont réduites au fur et à mesure de leur formation par des systèmes réducteurs (voir schéma de ROBINSON et NELSON p. 161) ; au contraire, quand il y a lésion, le cycle est interrompu, et les quinones continuent à s'oxyder jusqu'à la formation de pigments sombres ; (voir schéma de RAPER, p. 160).

Pour mettre en évidence l'activité de phénoloxydases, on utilise surtout deux types de méthodes :

A. — les méthodes colorimétriques ou spectrophotométriques.

B. — les méthodes manométriques.

Nous insisterons uniquement sur les méthodes manométriques.

Méthodes manométriques.

Celles-ci consistent essentiellement à mesurer directement l'absorption d'oxygène au cours de l'oxydation des substrats. Ces méthodes sont plus lentes et plus laborieuses que les méthodes colorimétriques. De plus, en général, elles sont moins sensibles : une variation de couleur du substrat due à une oxydation très faible pourrait très bien ne s'accompagner d'aucune absorption d'oxygène mesurable, du moins à l'appareil de Warburg non modifié pour les micromesures. Cependant, le principe même de la méthode, consistant à mesurer directement l'absorption d'oxygène en présence d'un ferment oxydasique, nous paraît comporter moins de risques d'erreurs. Aussi, avons-nous préféré choisir une méthode manométrique pour la recherche de l'activité de phénoloxydases dans les hypocotyles de *Impatiens Balsamina*, comme le font la plupart des chercheurs qui se sont occupés des phénoloxydases : BAKER et NELSON (1943) KEILIN et MANN (1938) KERTESZ (1952) LERNER et All. (1949), G. DUCET et A. J. ROSENBERG (1951) etc...

3) Choix du matériel végétal utilisé dans les expériences manométriques.

Si des coupes pratiquées dans des hypocotyles de Balsamines sont traitées par un mélange de Tyrosine DOPA (selon RILEY et HASSELBACH, 1949) certains massifs de cellules localisées dans la zone du péricycle montrent après peu de temps un noircissement très net. Quels que soient l'âge ou les conditions physiologiques, il ne paraît pas y avoir de variations sensibles dans l'importance des massifs qui se colorent, que ce soit au point de vue taille, grandeur du massif ou intensité de coloration.

En fait, que les hypocotyles soient jeunes ou plus âgés, l'importance absolue des massifs de cellules qui prennent la coloration ne varie guère (ainsi que nous le verrons dans la partie histochimique du travail).

Comme ces expériences colorimétriques nous ont permis de constater une localisation très limitée des tissus colorables, il était important de choisir des conditions telles que le rapport $\frac{\text{tissus à réaction positive}}{\text{tissus à réaction négative}}$ soit le plus grand possible : c'est pour-quoi nous avons choisi des plantes très jeunes ; d'autre part, les tissus jeunes montrent l'activité respiratoire la plus intense. Enfin, lorsque cela est possible, il est préférable de choisir des plantules étiolées, afin d'écarter l'action éventuelle de la photo-synthèse.

En conséquence, pour nos recherches sur l'activité des phénol-oxydases, nous avons choisi des plantules âgées de six jours et étiolées.

TECHNIQUES MANOMÉTRIQUES.

L'appareil de WARBURG à volume constant utilisé, comporte des manomètres gradués en cm et mm ; le liquide manomé-trique est constitué par de la solution de Brodie (voir Manometric Techniques, p. 66). Les nacelles sont de type classique non modifié, et comportent un diverticule latéral.

Les constantes des nacelles ont été calculées d'après le nomo-gramme de UMBREIT et al. (1957). On sait qu'en multipliant ces constantes par les hauteurs des dénivellations de la solu-tion de BRODIE dans les manomètres, on obtient les volumes de gaz déplacé en mm³, à 0° et 760 mm.

$$x = h \cdot k$$

x = volume de gaz en mm³, à 0° et 760 mm

h = dénivellation du liquide manométrique

k = constante du flacon.

C'est l'application de la « méthode directe de WARBURG » (UMBREIT et al. 1957 ; DIXON, 1952).

Nous avons, dans certains cas, introduit dans la cupule cen-trale, un petit rouleau de papier filtre, qui dépasse la cupule de deux à trois mm, afin d'augmenter la surface de contact entre KOH et l'atmosphère ambiante et absorber le CO₂.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX.

Par des mesures manométriques, nous avons expérimenté l'action de la DOPA (DL-3,4-DIHYDROXYPHÉNYLALANINE), ⁽¹⁾ sur des fragments, des broyats et des poudres acétoniques d'hypocotyle de Balsamines.

1) *Matériel vivant ou frais.*

1^o *Fragments.*

Remarque: Cette première expérience a été faite avant que nous n'ayons déterminé les conditions standard valables pour les autres expériences ; cependant, comme elle a donné un résultat qualitatif intéressant, nous la citerons ici :

Matériel: Fragments de 1/2 cm de long, d'hypocotyles de Balsamines qui ont grandi à la lumière, sur papier filtre et âgées de 8 jours.

Conditions expérimentales.

1^{re} nacelle : fragments ⁽²⁾ + 2 cc tampon + 0,5 cc DOPA

2^e nacelle : fragments ⁽²⁾ + 2,2 cc tampon + 0,5 cc DOPA

3^e nacelle : fragments ⁽²⁾ + 2,5 cc tampon

4^e nacelle : fragments ⁽²⁾ + 0,7 cc tampon

5^e nacelle : 2 cc tampon + 0,5 cc DOPA

0,2 cc KOH à 10 % dans les cupules centrales des nacelles 1, 3, et 5.

Concentration des solutions.

1) Tampon : tampon — phosphate au pH 6,5 ; d'après Sørensen (CLARK 1925).

2) DOPA : 0,20 %.

Le pH a une grande importance dans les expériences où interviennent une oxydation de substrat phénolé comme la

⁽¹⁾ (Sigma Chemical, Company S. Louis, 18 Missouri V-S.A.) La forme DL est celle qui existe à l'état naturel.

⁽²⁾ Équivalent à deux hypocotyles.

DOPA ; en effet, si le pH est très bas (en-dessous de 6) la réaction d'oxydation est extrêmement lente ; d'autre part, si le pH est trop élevé (au-dessus de 7), on constate deux inconvénients majeurs : en premier lieu, l'autooxydation de la DOPA est rapide ; de plus J. R. GILLETTE et al. (1954) ont montré que dans les solutions légèrement alcalines, des ions métalliques tels que le cuivre et le manganèse catalysent l'oxydation du catéchol, de la DOPA, et d'autres substrats phénolés, indépendamment des phénoloxydases. Pour l'étude des phénoloxydases par les méthodes manométriques, on emploie le plus souvent les pH suivants 6,0 (DUCET et al. 1951) ; 6,5 (ARNON, 1949) ; 6,8 (LERNER et al. 1949).

Résultat : Dans aucun cas, nous n'avons pu discerner une absorption d'oxygène mesurable, après 10 mesures faites de 10 en 10 minutes. Cependant, après 24 heures, nous avons noté les résultats suivants :

1^{re} et 2^e nacelles : solution colorée en rose vif.

3^e et 4^e nacelles : la solution est restée incolore.

5^e nacelle : la solution a pris une teinte gris clair (autooxydation). Ces résultats indiquent que les fragments d'hypocotyle que nous avons utilisés ont une respiration qui n'est pas décelable quantitativement dans l'appareil de Warburg.

Remarquons ici que nous n'avons jamais pris la partie supérieure de l'hypocotyle qui porte un pseudo-méristème (NOEL).

Les hypocotyles, en effet, ne sont pas constitués comme des méristèmes ou des tissus en voie de multiplication intense — par conséquent de respiration très prononcée.

De plus, il est clair que l'addition de DOPA n'a pas changé le phénomène.

G. DUCET et Albert Jean ROSENBERG (1951) obtiennent des résultats analogues avec des rondelles d'épinard, en présence de catéchol.

2° Broyats.

La méthode précédente ne nous ayant pas donné de résultats positifs, évaluables par la méthode de Warburg, nous avons fait des broyats, en vue, comme disent DUCET et ROSENBERG, de

« diminuer le métabolisme endogène important et augmenter l'influence des substrats » ajoutés.

Les conditions expérimentales ont été les suivantes : 60 hypocotyles + 6 cc tampon-phosphate (PH 6,6) broyés avec du sable, dans un mortier avec un pilon :

On filtre dans une quadruple épaisseur de mousseline. Le filtrat jaunâtre est utilisé tel quel. Toutes ces opérations ont été accomplies dans la chambre froide, à 5° C.

1^{re} nacelle : 1 cc d'extrait + 0,5 cc DOPA + 1,25 cc tampon

2^e nacelle : 1 cc d'extrait + 0,5 cc DOPA + 1,45 cc tampon

3^e nacelle : 1 cc extrait + 1,75 cc tampon

4^e nacelle : 1 cc extrait + 1,95 cc tampon

5^e nacelle : 2,45 cc extrait + 0,5 cc DOPA.

0,2 cc KOH dans les cupules centrales des nacelles 1, 3 et 5.
(Les nacelles contiennent toujours la même quantité de liquide).

Résultats : Dans aucun cas, on n'enregistre d'absorption d'oxygène mesurable. Les quatre premières solutions ont gardé une couleur jaune pâle ; la 5^e est devenue gris-pâle.

Une expérience analogue, mais avec 2 cc d'extrait d'hypocotyle au lieu de 1 cc, n'a donné aucun résultat quant à l'absorption d'oxygène ; les résultats colorimétriques sont restés les mêmes. Ces résultats tendent à confirmer les précédents. La couleur jaune pourrait être attribuée à la formation de quinones ; dans les conditions ci-dessus l'activité du système réducteur serait augmentée par rapport à la première méthode, où l'on obtient une pigmentation rose, qui indique un stade d'oxydation plus avancé du substrat.

En conséquence, nous avons cherché à éliminer l'influence de systèmes endogènes réducteurs éventuels tout en obtenant les phénoloxydases sous une forme aussi concentrée que possible.

Nous avons utilisé une technique semblable à celle préconisée par KERTESZ (1952). Il utilise l'acétone comme moyen de précipitation des complexes fermentaires des épiluchures de pommes de terre.

3° Extraction de la poudre acétonique de Impatiens Balsamina.

Opérations : 15.000 hypocotyles âgés de 6 jours sont broyés au presse-fruit en présence de 100 cc de cyanure tamponné au pH 7,3 par une solution M/15 de KH_2PO_4 . La bouillie obtenue est centrifugée à 3.000 tours/minute pendant 15 minutes pour séparer l'amidon. Le liquide surnageant est additionné d'acétone désoxydé sur Baryum (conservé sous 0°C) jusqu'à 60 % du volume final. On centrifuge ; le précipité est repris par du KCN et traité à nouveau par de l'acétone jusque 60 % du volume final. On récolte le culot de cette nouvelle centrifugation. C'est la poudre acétonique que nous analyserons dans les chapitres suivants.

Dans la note suivante, nous exposerons les mesures faites sur la valeur oxydative de la poudre acétonique, ainsi que les expériences sur la localisation histochimique du complexe enzymatique.

(à suivre).

Laboratoire de Phytochimie
de M^{me} BOUILLENNE-WALRAND.

PHYTOCHIMIE

**Recherches sur les phénoloxydases dans les hypocotyles
de *Impatiens Balsamina* L.**

- II. A) Valeur oxydative de la poudre acétonique extraite.**
**B) Localisation histochimique du complexe
enzymatique dans les hypocotyles.**

par Ch. KAMINSKI (*)

Licencié en Sciences botaniques

Laboratoire de Phytochimie de M^e M. BOUILLENNE-WALRAND
et Centre de Recherches des Hormones végétales (I.R.S.I.H.).**A**

Résumé. — Dans la présente note, nous montrons que la poudre acétonique obtenue à partir d'hypocotyles d'*Impatiens Balsamina* L. présente les caractéristiques d'un complexe oxydatif de nature phénoloxidasique et que ce complexe peut être mis en évidence histo-chimiquement dans certaines zones cellulaires à partir desquelles on sait que les racines se forment.

**A) VALEUR OXYDATIVE DE LA POUDRE ACÉTONIQUE
EXTRAITE DE *Impatiens Balsamina* L.**

Dans une précédente publication, nous avons montré que l'extraction par le cyanure potassique et la précipitation par l'acétone des complexes protidiques des hypocotyles d'*Impatiens Balsamina* L. donnent une poudre acétonique susceptible d'être utilisée pour la recherche des phénoloxydases.

On sait que la mise en évidence du complexe fermentaire phénoloxidasique à partir d'épluchures de pommes de terre, se réalise aisément par extraction de poudre acétonique et

(*) Présenté par M. R. BOUILLENNE.

mesure manométrique au Warburg de l'oxygène absorbé par un substrat (DOPA) mis en présence de *quelques mgr* de cette poudre et de Cu^{++} (méthode de KERTESZ).

Nous avons appliqué cette technique à des hypocotyles de plantules de Balsamine germées sur papier-filtre à 20° C et à l'obscurité.

Mesures manométriques avec la poudre acétonique extraite des hypocotyles d'Impatiens Balsamina L.

I. Un certain nombre de mgr de poudre acétonique (50) sont mis en suspension dans H_2O distillée, centrifugés fortement. On utilise la solution limpide, que l'on place dans les chambres de Warburg avec de la DOPA ⁽¹⁾ et du Cu^{++} ⁽²⁾, à 27° C.

Trois essais ainsi exécutés n'ont donné aucune absorption d'oxygène mesurable. Le liquide des nacelles en fin d'expérience avait une très légère teinte grise.

Comment interpréter pareil résultat ? On peut conclure évidemment que les hypocotyles de Balsamine ne contiennent pas de phénoloxydase.

A coup sûr, la solution limpide obtenue en centrifugeant la poudre acétonique en suspension dans l'eau, ne possède pas de propriétés oxydasiques, ou elles sont trop faibles pour être décelables avec la technique employée.

Mais il convenait alors d'étudier la partie non soluble. En effet, tous les chimistes savent que certains complexes protéiques une fois précipités, ne se redissolvent plus ou presque plus dans l'eau. Il convenait donc soit d'étudier les propriétés des culots de centrifugation, soit d'étudier la poudre entière.

II. Les essais manométriques ont été menés comme précédemment, sauf que nous avons introduit la poudre entière (50 mgr) dans les nacelles, ensuite les solutions.

Nous avons réalisé d'abord deux séries expérimentales.

⁽¹⁾ Solution à 0,20 %.

⁽²⁾ Solution CuSO_4 0,002 M.

1^{er} essai.

1^{re} nacelle : 50 mgr de poudre acétonique + 0,5 cc CuSO_4
+ 0,5 cc DOPA + 2 cc tampon.

2^e nacelle : 50 mgr de poudre acétonique + 0,5 cc DOPA +
2,5 cc tampon.

3^e nacelle : 0,5 cc DOPA + 0,5 cc CuSO_4 + 2 cc tampon.

4^e nacelle : 0,5 cc DOPA + 2,5 cc tampon.

0,2 cc de KOH à 10 % dans chaque cupule centrale.

2^e essai.

Dans cette série, nous avons légèrement modifié la technique : pour voir l'influence du Cu^{++} sur la marche d'une éventuelle oxydation, nous avons d'abord laissé se faire les réactions pendant 90 minutes (10 mesures) puis nous avons introduit par le diverticule latéral 0,5 cc de la solution cuivrique ; le manomètre est remis à nouveau sur le thermostat, le robinet ouvert pendant cinq minutes, pour amener l'équilibre de température ; ensuite, le robinet étant fermé, nous avons fait tomber la solution de CuSO_4 à l'intérieur du flacon ; les lectures recommencent.

Les résultats des deux essais sont figurés sur les courbes (a) et (b) du diagramme (Fig. 1) ; elles montrent l'allure des phénomènes d'oxydation.

On voit donc que la poudre acétonique est active comme catalyseur d'oxydation phénolique, et que tout comme la phénoloxydase extraite de la pomme de terre, elle exige la présence de Cu^{++} pour manifester son action oxydante. En effet, dans le 2^e essai, l'absorption d' O_2 est pratiquement nulle pendant 10 mesures (90 minutes) dans la nacelle qui contient poudre + DOPA. Dès qu'on y ajoute le Cu^{++} , l'oxydation marche rapidement et atteint après le même temps une intensité égale à celle du 1^{er} essai. Cet artifice expérimental nous apporte une confirmation de la nature phénoloxydasique de la poudre acétonique.

La conclusion de ces deux séries expérimentales est donc nette :

— On peut extraire à partir des hypocotyles d'*Impatiens Balsamina*, par le procédé décrit, une poudre acétonique douée de propriétés phénoloxydasiques.

Ces propriétés sont liées à la matière du précipité acétonique. Le complexe fermentaire contenu dans celui-ci n'est plus soluble dans l'eau distillée, une fois qu'il a été précipité par l'acétone, de l'extrait au KCN.

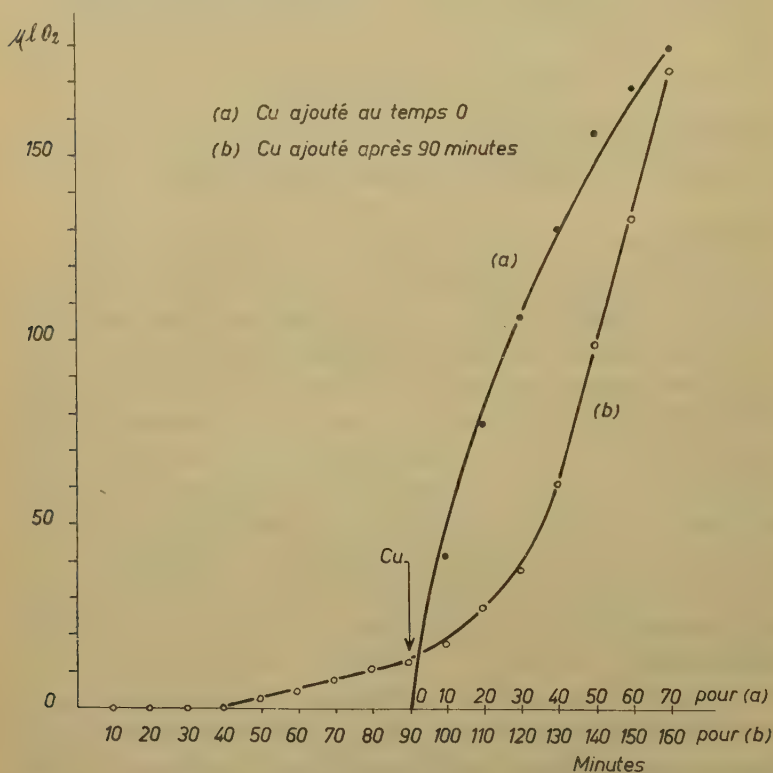


FIG. 1. — Courbes d'oxydation de la Dopa par de la poudre acétonique d'hypocotyles d'*Impatiens Balsamina* L. additionnée de cuivre à deux moments différents.

III. Dans les essais suivants, nous avons étudié :

1) *L'influence de la chaleur.*

Les analyses manométriques sont effectuées comme précédemment.

1^{re} nacelle : 50 mgr de poudre acétonique + 0,5 cc $CuSO_4$ + 0,5 cc DOPA + 2 cc tampon.

2^e nacelle : 50 mgr de poudre acétonique + 0,5 cc DOPA + 2,5 cc tampon.

3^e nacelle : 0,5 cc DOPA + 0,5 cc CuSO₄ + 2 cc tampon.

4^e nacelle : 0,5 cc DOPA + 2,5 cc tampon.

5^e nacelle : 50 mgr de poudre acétonique dénaturée à la chaleur
+ 0,5 cc CuSO₄ + 0,5 cc DOPA + 2 cc tampon.

0,2 cc de KOH à 10 % dans chaque cupule centrale.

Pour dénaturer le ferment mis dans la nacelle n° 5, on a traité une certaine partie de poudre acétonique par de l'alcool bouillant pendant quelques minutes, puis rapidement séché sous courant d'azote.

Les résultats résumés sur la fig. 2, apportent la vérification de l'action oxydante de la poudre acétonique de Balsamine. Les quantités d'oxygène absorbé s'inscrivent le long d'une courbe régulière. Elles sont fonction du temps.

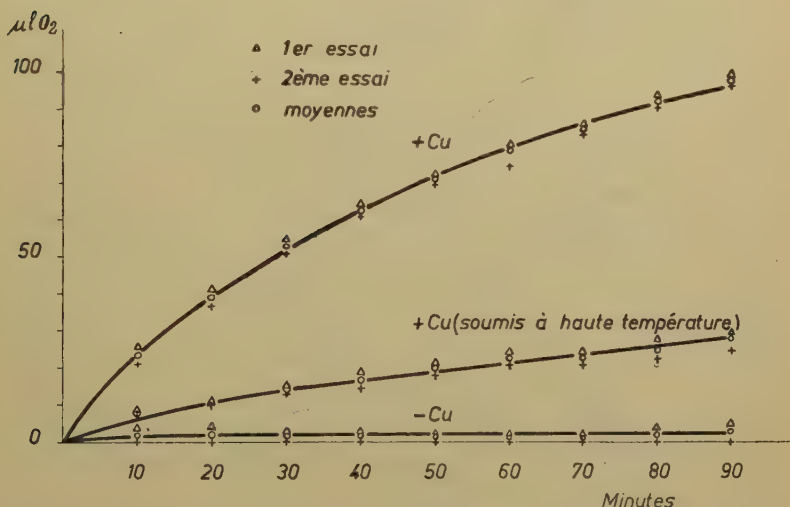


FIG. 2. — Influence de la chaleur sur l'oxydation de la Dopa par de la poudre acétonique d'hypocotyles d'*Impatiens Balsamina L.* (Courbe supérieure (27° c.) température ordinaire; courbe intermédiaire, 78 à 80° C.; courbe inférieure, témoin sans Cu. (27° C.).

De plus, le traitement par l'alcool bouillant « tue » le ferment, le rend presque totalement inactif. Alcool et chaleur sont deux agents de la dénaturation des protéines.

Il reste cependant toujours une très légère activité oxydative :

elle se présente régulièrement et les solutions en fin d'analyse sont très légèrement colorées.

2) *L'influence de la concentration du ferment sur la vitesse d'absorption de l'oxygène par la DOPA.*

Les essais suivants sont faits avec des quantités décroissantes de poudre acétonique dans chaque nacelle : 50, 40, 30, 20, 10, 5 mgr (trois ou deux répétitions pour chaque concentration) et la même quantité de substrat.

Les courbes de la Fig. 3, indiquent les absorptions d'oxygène aux différents moments.

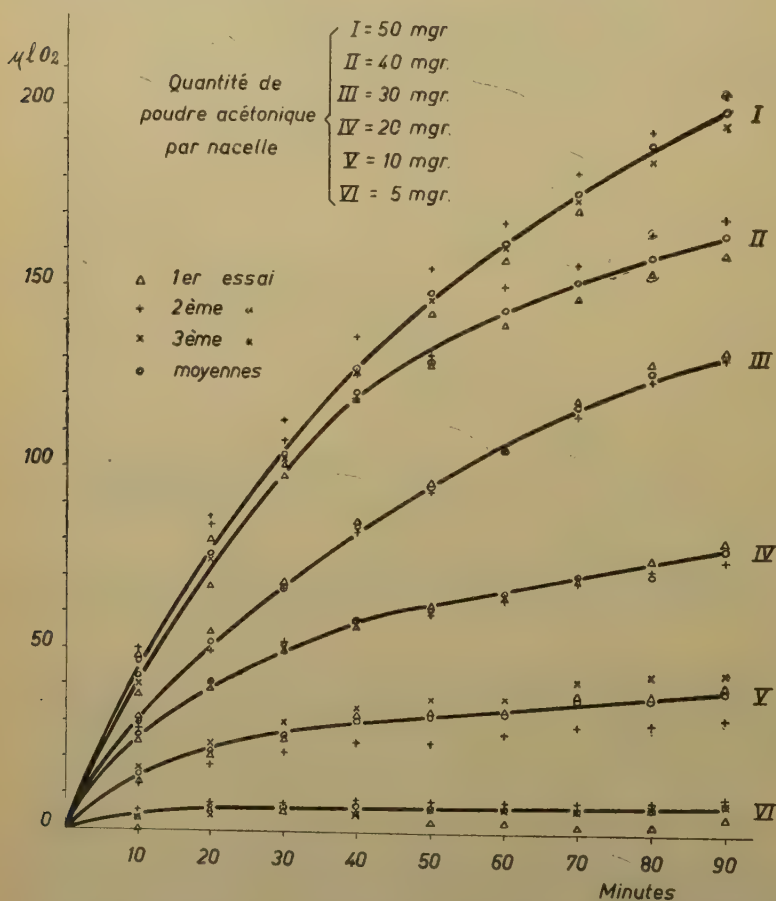


FIG. 3. — Influence de la concentration en poudre acétonique sur l'oxydation d'une même quantité de Dopa.

On peut y lire que l'intensité d'absorption à un moment donné est proportionnelle aux concentrations.

On voit aussi que l'intensité d'absorption est, d'une manière très régulière, fonction du temps (exception faite pour la courbe VI représentant l'action de 5 mgr de poudre).

De plus, la courbe de la Fig. 4 montre que la quantité totale d'oxygène absorbé en fin d'expérience est une fonction linéaire de la concentration en poudre, donc en ferment. Cette courbe (fig. 4), représente l'absorption totale d'oxygène après 90 minutes par les différentes concentrations de ferment.

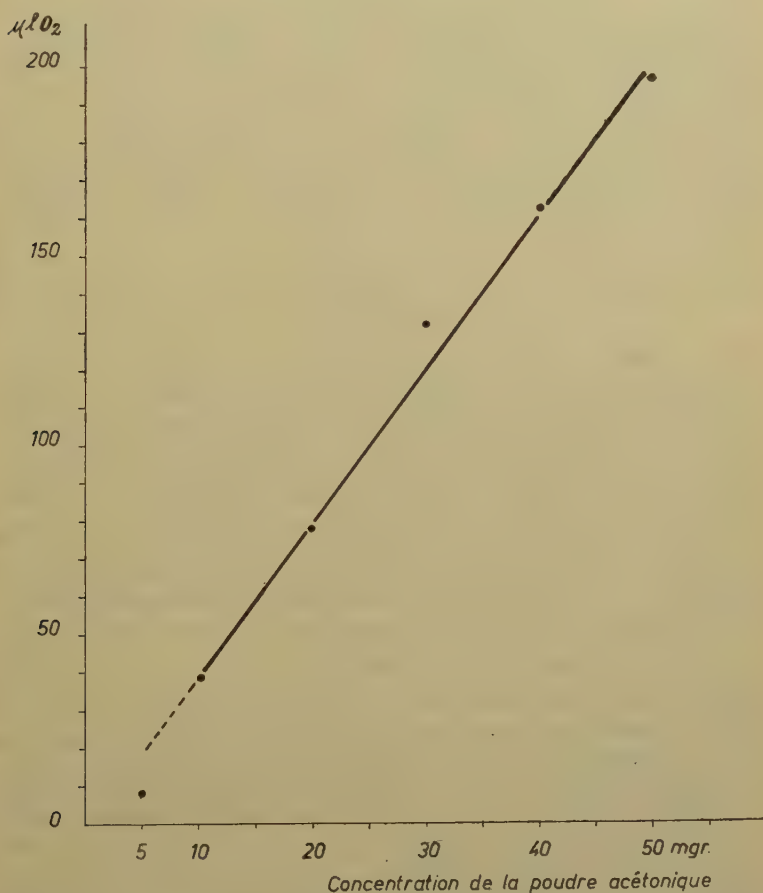


FIG. 4.— Absorption totale d'oxygène après 90 minutes en fonction de diverses concentrations de poudre acétonique.

Des expériences avec du catéchol nous ont donné des absorptions très irrégulières. Nous reprendrons ces essais dans un autre travail. Tyrosine, Paracrésol, Dopa, Catéchol, Acide protocatéchique, etc... sont couramment employés en tant que substrat pour les phénoloxydases ⁽¹⁾.

De nombreux auteurs, utilisent un mélange contenant de la DOPA et de la Tyrosine : on sait que la DOPA accélère fortement la vitesse d'oxydation de la Tyrosine (RAPER). Souvent le catéchol n'est pas employé seul, car les quinones qui se forment au cours de son oxydation sont considérées comme toxiques (G. DUCET et A. J. ROSENBERG).

Mc CLENDON (1953) prend un mélange contenant de l'hydroquinone et une très faible quantité de catéchol ; ARNON (1949) une solution d'acide ascorbique contenant une trace de catéchol : l'acide ascorbique n'est pas directement oxydé ; c'est le catéchol qui est oxydé enzymatiquement en o-quinone, laquelle est réduite au fur et à mesure en catéchol par l'acide ascorbique.

CONCLUSIONS.

La poudre acétonique préparée à partir de jeunes hypocotyles de *Impatiens Balsamina* (traités par une solution de KCN), catalyse l'oxydation de la DOPA en présence d'ions Cu^{++} , tandis que son activité est nulle ou presque en absence d'ions Cu^{++} . En présence d'ions Cu^{++} , son pouvoir catalytique est fortement inhibé par la chaleur. Qualitativement, la pigmentation du liquide après l'expérience, confirme le résultat des mesures manométriques : couleur gris foncé en présence de cuivre ;

⁽¹⁾ Remarque : On sait que certains auteurs, dont MASON (1955) emploient le terme « complexe phénolasique » pour indiquer qu'ils ne préjugent pas de la spécificité du ferment vis-à-vis des divers substrats phénoliques que l'on peut trouver chez les plantes, et dont certains ont été l'objet d'investigations tels que : « Catéchol, Tyrosine, DOPA, Acides caféique, chlorogénique, gallique, protocatéchique, Urushiol, Phloroglucinol, Hydroquinone, Arbutine, Daphnétine, Esculétine et autres flavonoïdes ».

Jusqu'à présent, à notre connaissance, on n'a pas encore obtenu un complexe fermentaire phénoloxidasique qui soit *unisécifique*, c'est-à-dire qui n'oxyde qu'un seul substrat.

couleur gris très pâle sous l'action de la chaleur ; pas de changement de couleur en absence de cuivre.

L'absorption d'oxygène est proportionnelle à la concentration de la poudre acétonique.

1) Ces résultats permettent d'affirmer que la poudre acétonique contient un « complexe phénoloxydase ».

2) Ce complexe phénoloxydasique se comporte comme s'il était insoluble, contrairement à ce qui se passe avec les phénoloxydases des tubercules de pommes de terre.

Les résultats présentés dans la littérature quant à la solubilité des phénoloxydases, sont assez contradictoires : BONNER (1955) a montré qu'une « Polyphenoloxydase » est présente dans la fraction mitochondriale des Champignons, alors que si l'on considère la manière dont on prépare la « polyphénoloxydase » de Champignons (p. ex. KEILIN et MANN (1938), KERTESZ, (1957), on aboutirait plutôt à la conclusion que cet enzyme est soluble. De même, Mc CLENDON (1953) trouve une activité de « polyphenoloxydase » dans toutes les fractions extraites des feuilles de tabac, fractions solubles et insolubles.

Ces contradictions peuvent s'expliquer par l'observation d'ARNON (1949) selon lequel la solubilité peut varier avec les conditions expérimentales.

Pour BONNER (1957), les phénoloxydases sont plus ou moins solidement attachées à des inclusions cytoplasmiques et en conséquence, se comportent comme des substances solubles ou non, selon les procédés d'extraction.

Le problème de la solubilité ou de la non solubilité des phénoloxydases présente une importance réelle dans le cadre de notre travail : en effet, si le complexe phénoloxydasique que nous avons mis en évidence, est lié à des particules *cytoplasmiques*, on trouverait un nouvel argument en faveur d'un rôle important que joueraient les phénoloxydases dans le métabolisme.

B) LOCALISATION HISTOCHIMIQUE

DU COMPLEXE ENZYMATIQUE DANS LES HYPOCOTYLES.

Dans la première partie de notre étude, nous avons montré qu'il existe dans les hypocotyles de *Impatiens Balsamina* un complexe fermentaire présentant les propriétés de phénoloxydases. Les résultats obtenus ne nous ont pas indiqué dans quels tissus était localisé ce complexe fermentaire. Or, ainsi que nous l'avons spécifié dans l'introduction générale, il est absolument indispensable, si on veut s'assurer de l'intervention des phénoloxydases dans la formation des racines, de vérifier l'existence de ces substances dans les tissus à partir desquels sont nés les primordia.

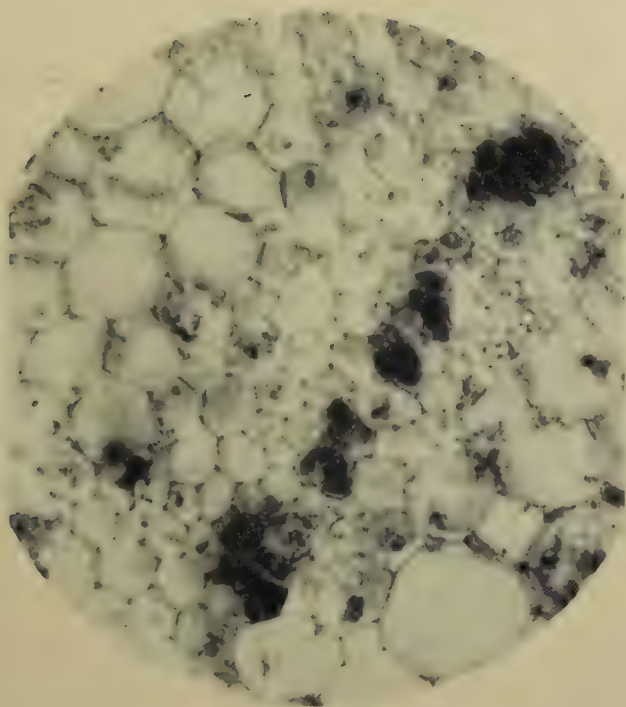
NOEL (1947) a étudié les différents stades de la formation des ébauches radiculaires dans les hypocotyles de *Impatiens Balsamina*. Ses dessins montrent clairement, comme c'est le cas classique, qu'elles apparaissent dans la région du péricycle ; ils indiquent en outre que les primordia de racines prennent naissance à partir de petits massifs de cellules à allure méristématique localisés dans ce tissu.

La seconde étape de notre recherche est donc de localiser soigneusement, si c'est possible, le complexe fermentaire.

Nous avons utilisés des plantes d'âges différents (5, 9 et 22 jours) et cultivées dans diverses conditions, afin de voir si ces variations entraînaient des changements importants dans la localisation des phénoloxydases, ainsi que dans leur activité.

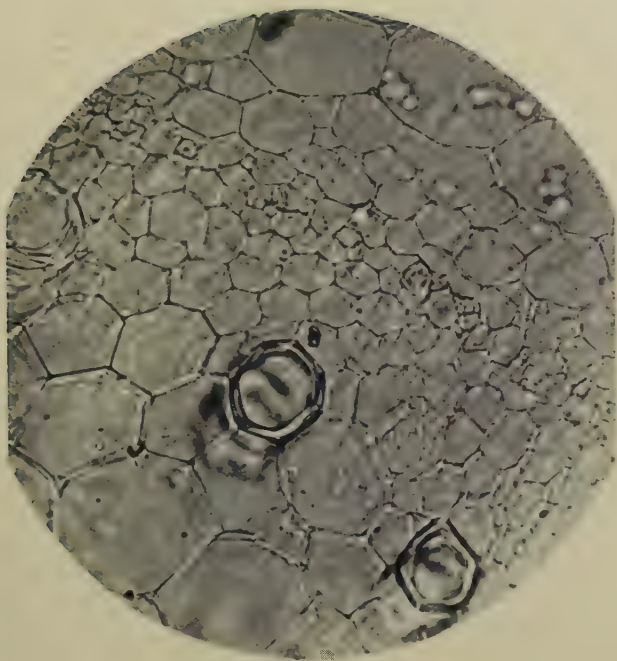
Technique.

Une méthode qui nous paraît simple et sûre, pour mettre en évidence les phénoloxydases dans les tissus végétaux, consiste à immerger des coupes fraîches et vivantes dans une solution contenant un substrat des phénoloxydases, comme l'a fait LAIDLAW (1932) pour mettre en évidence la « Doparéaction » dans des coupes de peau humaine. En effet, par cette méthode, on peut s'attendre à obtenir la coloration des cellules contenant



←
Zone du
péricycle

PHOTO N° 1. — Coupe dans un hypocotyle de 5 jours. Traité par Tyrosine-Dopa.



← Zone du
péricycle.

PHOTO N° 2. — Coupe dans un hypocotyle de 5 jours. Témoin.

des phénoloxydases, aussi bien dans les tissus animaux que végétaux ; cette coloration serait le résultat de l'oxydation du substrat à l'intérieur des cellules intéressées.

Le substrat employé consiste en un mélange de Tyrosine-DOPA, selon RILEY et HASSELBACH (1949) :

Tyrosine : 0,01 %

DOPA : 0,09 %

Nous avons vu que le premier produit d'oxydation de la Tyrosine est la DOPA et que celle-ci s'oxyde en divers pigments colorés, passant par le rouge, pour aboutir finalement au noir (voir schémas de RAPER, Fig. 1, Note précédente).

Les coupes sont pratiquées au microtome à congélation. Pour chaque série de coupes à partir d'un même hypocotyle, on fait plusieurs témoins, c'est-à-dire des coupes qui ne sont pas traitées par le mélange de tyrosine-DOPA.

Les coupes traitées sont immergées dans 4 cc de tampon ⁽¹⁾ contenant 0,5 cc de solution de tyrosine-DOPA.

Toutes les solutions sont maintenues au voisinage de 0° C pendant les opérations.

Les nacelles contenant les coupes sont placées ensuite dans une étuve à la température de 30° C, dont l'atmosphère est maintenue humide, pour empêcher l'évaporation du liquide des nacelles.

Par la méthode employée, on peut considérer que l'activité enzymatique est freinée au maximum pendant les manipulations. De même, le déséquilibre métabolique résultant du traitement drastique imposé aux tissus est fortement ralenti jusqu'au moment où les coupes sont mises à incuber à l'étuve.

Sauf dans les plantes dont les hypocotyles sont très courts ⁽²⁾, les coupes ont été pratiquées à trois ou quatre niveaux des hypo-

(1) Tampon phosphate au pH6, 5 selon SORENSEN (CLARK, 1925). A un pH inférieur à 6, l'oxydation du substrat est extrêmement lente ; à un pH supérieur à 7, l'autooxydation devient très importante.

Dans la première partie, nous avons indiqué l'importance du pH dans l'oxydation de la DOPA.

(2) Balsamines âgées de 5 jours.

cotyles, afin de voir s'il existe des différences sensibles dans la répartition des phénoloxydases le long des hypocotyles.

Les résultats sont basés sur l'observation d'un grand nombre de coupes réalisées à partir de plusieurs plantules pour chaque série.

La coloration des coupes est bien nette après 24 heures : à ce moment, certaines cellules présentent une pigmentation mélanique. Les coupes traitées sont lavées à l'eau distillée pour éliminer les dépôts de mélanine superficiels. Lorsque le temps d'incubation dépasse 24 heures, les dépôts de mélanine sur les coupes sont très abondants et difficiles à éliminer.

RÉSULTATS.

Dans toutes les séries et quel que soit l'âge des hypocotyles, les coupes traitées par le mélange de Tyrosine-DOPA montrent une pigmentation brunâtre dans la région du péricycle ; cette pigmentation existe d'une manière similaire à tous les niveaux où ont été pratiquées les coupes (Voir Photo n° 1).

La coloration n'est pas répartie uniformément dans la zone du péricycle. *Dans tous les cas*, elle est localisée dans de petits massifs comprenant quelques cellules dont l'intérieur seul est coloré ; ces cellules ont une allure nettement méristématique ; la coloration intracellulaire n'est pas homogène : on y distingue des points plus foncés. Le mélange Tyrosine-DOPA colore aussi les membranes des cellules de bois : il ne s'agit peut-être que d'une adsorption passive du colorant par les membranes des cellules mortes.

Une faible coloration semble également se marquer au niveau de l'épiderme et des premières couches corticales. Mais cette zone est souvent écrasée au cours de la confection des coupes gelées : en effet, on sait que le désavantage principal de la méthode des coupes par congélation réside dans la grande fragilité de celles-ci.

NOEL, en 1951 a mis en évidence dans l'épiderme une réaction positive des « phénolases » et « peroxydases » par diverses méthodes colorimétriques ; là où la zone épidermique n'a pas eu trop à souffrir des manipulations, il nous a paru que dans ces

tissus la coloration se situait plutôt dans les membranes qu'à l'intérieur des cellules.

Toutes ces observations valent pour toutes les séries et à tous les niveaux envisagés. En particulier, la *taille relative des massifs de cellules colorées*, ainsi que *le nombre et la taille des cellules de ces massifs*, ne subissent pas de fluctuations sensibles. Si nous comparons des coupes pratiquées dans des hypocotyles de Balsamines âgées de 5 et 22 jours, on voit que les massifs de cellules méristématiques colorées ont des tailles semblables dans les deux séries de coupes et comprennent sensiblement le même nombre de cellules dont l'intensité de la coloration est qualitativement la même.

Par contre, les autres cellules ont augmenté en taille et en nombre chez les plantes de 22 jours et de nouveaux tissus (sclérenchyme) sont apparus. Tout se passe comme si depuis l'âge de 5 jours jusqu'à l'âge de 22 jours, ces groupements de cellules n'avaient pas subi de transformations importantes.

Nous avons terminé cette série d'expériences par l'étude de l'action d'un système réducteur (l'acide ascorbique) et d'une basse température sur la pigmentation.

1° Action de l'acide ascorbique.

Pour chaque série de coupes ⁽¹⁾, on a fait le traitement suivants :

1) 4 cc tampon + 1 cc acide ascorbique à 1 % + 1 cc Tyrosine-DOPA.

2) 4 cc tampon + 1 cc Tyrosine-DOPA.

3) 4 cc tampon.

La présence de 1 cc acide ascorbique entraîne une baisse de pH insignifiante (0,1 unité au maximum).

Après 24 heures, les coupes de la deuxième série montrent la coloration habituelle.

Celles de la première et de la troisième séries ne présentent pas de coloration.

(1) Plantes de 22 jours qui ont poussé à la lumière sur terreau.

L'interprétation de l'action de l'acide ascorbique est aisée : in vitro nous avons reconstitué un système semblable à ce qu'on trouve dans le schéma de ROBINSON et NELSON ; les quinones fournies par l'oxydation de la DOPA sont réduites par l'acide ascorbique au fur et à mesure de leur formation à l'intérieur des cellules si bien que celles-ci ne montrent aucune coloration.

Nous comptons entreprendre le travail de vérifier s'il existe dans les hypocotyles de *Impatiens Balsamina* un système réducteur agissant d'une manière enzymatique, tel que par exemple le système « quinone réductase » mis en évidence par WOSILAIT et al. (1954) dans les plantes de Pois.

2^o Action d'une basse température.

Des coupes du même matériel ont été soumises au traitement habituel par le mélange de Tyrosine-DOPA. Par contre, la température d'incubation a été abaissée de 30° C à 9° C. Il faut attendre 5 jours d'incubation pour pouvoir distinguer une coloration nette dans les coupes traitées. On voit donc que l'action d'une basse température a simplement eu pour effet de ralentir la vitesse d'oxydation de la DOPA à l'intérieur des cellules.

CONCLUSIONS.

La poudre acétonique des hypocotyles d'*Impatiens Balsamina* L. détermine une absorption d'oxygène mesurable à l'appareil de Warburg, en présence d'ions Cu^{++} et de DOPA. En absence d'ions Cu^{++} , l'absorption est nulle ; l'alcool bouillant inhibe fortement l'activité de la poudre acétonique ; l'absorption d'oxygène augmente avec la concentration de cette poudre.

Nous avons localisé histochimiquement l'activité phénoloxydasique dans les hypocotyles d'*Impatiens Balsamina* L : en présence d'un mélange de Tyrosine-DOPA, un noircissement net apparaît dans de petits groupements cellulaires à allure méristématique, situés dans la zone du péricycle qui donne naissance aux ébauches radiculaires.

Nous considérons que ce noircissement est dû à l'activité phénoloxydasique dans les cellules en question.

La taille des massifs méristématiques colorables et leur importance absolue ne varient pas sensiblement avec l'âge des hypocotyles et ne varient pas non plus suivant le niveau où les coupes ont été effectuées.

Les différentes conditions culturelles expérimentées n'ont pas entraîné de changements importants de disposition ni de taille des cellules réagissant.

Il est intéressant de signaler que la coloration des cellules de ces massifs n'est pas homogène, mais que l'on peut nettement distinguer des granulations foncées qui paraissent liées à des inclusions cytoplasmiques.

Ces premières observations donnent à penser que ces propriétés phénoloxidasiques sont localisées dans les cellules néoformatrices des racines et correspondent au facteur cellulaire de la « Rhizocaline » qui, selon R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND, joue un rôle essentiel dans la rhizogenèse.

Nous remercions M^r le Prof. R. BOUILLENNE et Mad. BOUILLENNE pour les conseils prodigués tout au long de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE A CONSULTER

Cette bibliographie intéresse la note n° 1 : Bul. Cla. Sc. Ac. Roy. de Belg., XLV-2 (1959) et la note actuelle n° 2 sur le même sujet.

ARNON, D. : *Plant Physiology*, vol. 24, n° 1, p. 1-15, 1949.

BAKER, D. and J. M. NELSON : *Journ. Gen. Physiol.*, vol. 26, p. 269-276, 1943.

BERTRAND, G. : *C. R. Acad. Sc.*, TCXXII, n° 21, 26 mai 1896 (Paris).

BONNER, J. : *Plant Physiology*, vol. 30, 1955.

BONNER, J. : *Annual Review of Plant Physiology*, p. 427, 1957.

BOSWELL and WHITING : *Ann. Bot.*, 11, N. S., 847, 1938.

BOUILLENNE, R. et BOUILLENNE-WALRAND, M. : Centre de Recherches des Hormones Végétales, Université de Liège. In : *Les Recherches Scientifiques en Agriculture*. Période 1947-1956. Tome II. (Minist. Agric. Belg.).

- BOUILLENNE, R. : Colloque International du Centre de la Recherche Scientifique à Strasbourg, 1949. *Année Biol.*, Paris, T. 26, 10, 1950.
- BOUILLENNE-WALRAND et DEHOUSSE-THEUNISSEN, A. : Travail en voie de publication.
- BOUILLENNE, R. : III^e Congrès International de Phytopharmacie, Paris 1952.
- BURSTROM, R. : *Annual Review of Plant Physiology*, vol. 4, p. 237, 1953.
- CLARK, W. M. : The determination of Hydrogen Ions, 1925. Williams et Wil. Baltimore.
- DAWSON, C. R. and W. B. TARPLEY : The Enzymes ; part. I, vol. II, 1954.
- DEHOUSSE-THEUNISSEN, A. M. : Mémoire, 1955. Univ. Liège.
- DELARGE, L. : *Soc. Roy. Sci. Liège*, Mém. T. 5, 1941.
- DIXON, M. : *Manometric Methods Cambridge Un. Press.*
- DUCET, G., et A. J. ROSENBERG : *Bull. Sté Chim. Biol.*, vol. 33, p. 321, 1951.
- GALSTON, A. : *Amer. J. of Botany*, vol. 35, p. 281, 1948.
- GODDARD David, R. and Helen A. STAFFORD : *Annual Review of Plant Physiology*, vol. 5, p. 115, 1954.
- GILLETTE, J. R., D. WATLAND and G. KALTNITSKY : *Biochem. Biophys. Acta*, 15, 426, 1954.
- HATTORI Shizuo and Michi SHIROYA : *Physiologia Plantarum*, vol. 8, p. 163. 1955.
- JAMES, W. C. : Plant Respiration, p. 189, *Clarendon Press, Oxford*, 1953.
- JAMES, W. C. : *Annual Review of Plant Physiology*, vol. 4, p. 59, 1953.
- KEILIN, D. and T. MANN : *Proc. Royal Soc. London*, Serie B, 125, p. 187-204, 1938.
- KERTESZ, D. : *Bioch. Biophys. Acta*, vol. IX, 1952.
- KERTESZ, D. : *Nature*, vol. 179, n° 4568, p. 1017-8, 1957.
- KUBOWITZ : *Biochemische Zeitschrift*, 299, 1938.
- LAIDLAW : *The Anatomical Record*, T. 53, 1932.
- LENER, A. B., T. B. FITZPATRICK, E. CALKINS and W. SUMMERSON : *Journal of Biol. Chemistry*, vol. 178, p. 185-193, 1948.
- LENER, A. R. *Advances in Enzymology*, vol. 14, 1953.
- LIBBERT, E. : *Flora*, vol. 144, p. 121-150, 1956.
- MARSH, P. B. and GODDARD, D. R. : *Amer. J. Botany*, vol. 26, p. 724, 1939.
- MASON, H. S. : *Advances in Enzymology*, vol. 16, p. 105-177, 1955.
- MAYER, A. M. : *Enzymologia*, 16 (5) 277-284, 1954.
- MOUREAU, J. : *Bull. Soc. Bot. Belgique*, T. LXIII, 1939.
- Mc CLENDON, J. : *Amer. J. of Botany*, vol. 40, n° 4, 1953.
- NOEL, R. : *Lejeunia*, T. 11, p. 38, 1947.
- NOEL, R. : *Soc. Roy. Sci. Liège*, mém. T. 11, 4, 1951.
- ONslow, M. W. : *Principles of Plant Biochemistry*, 1931.
- PECKET, R. C. : *Jour. Experim. Bot.* vol. 8, n° 23, p. 171-193, 1957.
- RILEY and HASSELBACH : *Science*, 109, n° 2832, 1949.
- SIRONVAL, C. : *Lejeunia*, 11, 1947.
- SMITH, F. G. and E. STOTZ : *Jour. Biol. Chemistry*, 179, 1949.

- STREET, H. E. : *Nature*, 173, p. 253, 1954.
- TANG, I. W. and J. BONNER : *Archives of Biochemistry*, vol. 13, p. 11-25, 1957.
- TANG, I. W. and J. BONNER : *Amer. J. of Botany*, vol. 35, p. 570, 1948.
- T.E.C. : *The Gardeners Chronicle*, n° 2921, vol. CXII, 1942.
- THOMAS, M. : Melanins : in *Moderne Methods of Plant Analysis*, vol. IV. p. 661, Springer Verlag, 1955.
- C. K. TINKLER : *Biochem. Jour.* 25 (3) : 773-776, 1931.
- TORREY, J. : *Amer. J. of Botany*, vol. 37, 1950.
- UMBREIT, BURRIS and STAUFFER : *Manometric Techniques*, p. 63, Burgess, Minneapolis, 1957.
- VAN OVERBEEK, J., Solon A. GORDON and Luis E. GREGORY : *Amer. J. of Botany*, vol. 33, 1946.
- WAGENCHNECHT, A. G. and R. H. BURRIS : *Archives of Biochemistry*, vol. 25 p. 30-53, 1950.
- WOSILAIT, W. D. and A. NASON : *Journ. Biol. Chemistry* : vol. 206, p. 255-270, 1954.
- WOSILAIT, W. D., A. NASON and A. J. TERREL : *id.* p. 271-282.
- WINSLOW, E. BRIGGS and Peter M. RAY : *Plant Physiology*, vol. 31, n° 2, 1956.
-

BASES PHYSIOLOGIQUES DU DIAGNOSTIC FOLIAIRE (*)

par P. PREVOT

Agrégé de l'Université de Liège

Directeur des Recherches Agronomiques

à l'I. R. H. O. (Paris)

I. ORIGINE DU DIAGNOSTIC FOLIAIRE

Le diagnostic foliaire, très peu connu il y a 25 ans, est de plus en plus utilisé dans les recherches agronomiques. Il constitue une technique d'investigation qui permet de déterminer rapidement les principaux besoins d'une plante en éléments minéraux, et par là, de préconiser des formules d'engrais adaptées à des plantes et à des situations diverses.

Le développement de cette technique est en liaison étroite à la fois avec la nécessité pratique de connaître les besoins de la plante en éléments minéraux et avec les recherches fondamentales de physiologie végétale.

Comme la plante puise dans le sol ses éléments minéraux, il était naturel d'interroger et le sol et la plante. C'est ce que l'on fait depuis le milieu du siècle dernier.

Les physiologistes sont arrivés à cultiver les plantes soit en solution nutritive, soit en solution coulante de la graine à la graine. Ces techniques sont même déjà passées dans la pratique par exemple dans la culture industrielle des tomates par solutions minérales.

Le sol et les substances organiques qu'il contient ne sont donc pas indispensables.

Mais l'agronome doit tenir compte du facteur sol, puisqu'il est bien obligé d'y faire pousser ses plantes. Il est de constatation courante que, par exemple, les terres lourdes conviennent mieux à certaines cultures et les terres légères à d'autres.

La structure physique du sol — qui dépend beaucoup de son

(*) Présenté par R. Bouillenne, le 11 décembre 1958.

contenu en matières organiques et d'une manière plus générale en colloïdes — détermine les conditions où pousseront les racines (aération, par exemple) et aussi, dans une certaine mesure, les quantités d'éléments minéraux disponibles pour la plante.

Ceci explique les résultats décevants que la simple analyse chimique des sols a souvent donnés. En effet, l'analyse totale des éléments minéraux nous renseigne bien sur les « réserves » du sol, mais ne nous informe pas sur ce qui est disponible pour la plante. Ces réserves pourraient être comparées à des crédits partiellement « gelés ». Il faudrait donc arriver à déterminer, dans ces réserves, la fraction directement utilisable. Malheureusement, les liquides d'extraction imaginés pour évaluer les éléments assimilables, ne répondent pas toujours à la réalité. Par exemple, il n'est pas établi que, dans tous les cas, le P_2O_5 soluble au citrate représente le phosphore dont la plante peut disposer. Le palmier arrive à puiser de grandes quantités de phosphore dans un sol diagnostiqué pauvre en phosphore assimilable par les analyses chimiques.

Ajoutons à cela que les plantes n'ont certes pas toutes les mêmes besoins en éléments minéraux, que les racines explorent des horizons différents : horizon superficiel pour le palmier à huile, plus profond pour le karité, par exemple.

Il est donc naturel d'interroger la plante elle-même, puisque les éléments minéraux que l'on y trouve représentent avec certitude ce qu'elle a été capable d'absorber.

Malgré son intérêt, il n'est pas possible de faire ici l'historique des recherches réalisées dans ce domaine ; il y faudrait tout un volume.

Schématiquement, ces travaux peuvent se classer en deux catégories :

- ceux où l'on étudie la plante dans sa totalité ;
- ceux où l'analyse ne porte que sur certaines parties du végétal.

Les analyses de plantes entières devraient permettre l'évaluation des éléments exportés par les récoltes et, selon le « principe de restitution » de LIEBIG, il aurait suffi de fournir au sol des quantités équivalentes pour lui conserver sa fertilité. C'était une conception logique et tentante. Malheureusement, ce principe ne tenait pas compte de la fixation des engrais dans le sol, de la perte d'engrais par lessivage et, pour l'azote, de la perte d'azote gazeux. De plus, sur un sol déficient en phosphore, l'arachide — par exemple — contient peu de phosphore et l'analyse totale des plantes aboutit

dans ce cas à ajouter moins de phosphore puisqu'il en est moins exporté, le résultat final étant une accentuation du déséquilibre initial.

Il fallait donc trouver un élément de référence, auquel rapporter les contenus en éléments minéraux des plantes. De très nombreuses recherches ont été réalisées dans ce sens pendant le dernier quart du XIX^e siècle, principalement en Allemagne.

C'est ainsi que l'on a tenté d'établir des comparaisons entre plantes vigoureuses et malingres, entre plantes avec fumure minérale et sans fumure minérale. Ces comparaisons portaient tantôt sur plantes entières - tantôt sur fragments de plante et l'on interrogeait soit la racine, le tubercule, la feuille, la graine. Ces travaux sont malheureusement presque totalement oubliés à l'heure actuelle. Ils aboutissaient souvent à des résultats contradictoires par suite du manque de bases physiologiques et aussi parce que l'outil puissant de l'analyse statistique n'était pas encore créé.

C'est le grand mérite de LAGATU et MAUME d'avoir, 25 ans plus tard, établi des bases solides pour la comparaison des échantillons de feuilles en attirant l'attention sur la nécessité de choisir des feuilles de même âge, de même état physiologique et aussi de prendre en considération non seulement les valeurs absolues de l'azote, du phosphore et de la potasse, mais aussi les valeurs relatives de ces éléments les uns vis-à-vis des autres.

Comme toute technique, le diagnostic foliaire a évolué, a été perfectionné par divers chercheurs et il est utile de montrer les bases physiologiques sur lesquelles il s'appuie à l'heure actuelle.

II. CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT METABOLISME ET ACCUMULATION DES IONS

Ces bases physiologiques lui ont été fournies par ce que l'on appelle la « recherche fondamentale ».

On ne pourra assez insister sur l'importance de la recherche fondamentale pour la recherche appliquée. Elle est parfois ignorée. Et cependant, le prodigieux développement de la télégraphie sans fil, par exemple, n'a pas son origine dans le désir des hommes d'envoyer des messages à distance, mais dans les recherches fondamentales des savants qui, au départ, étudiant les phénomènes électriques, sont ainsi arrivés à la découverte de lois générales, dont

la connaissance a permis la réalisation des techniques. De même, l'utilisation des phytohormones dérive des recherches de F. DARWIN (vers la fin du XIX^e siècle) sur les tropismes et il est bien évident qu'à ce moment, le savant anglais ne poursuivait pas le but de détruire les mauvaises herbes et d'empêcher la chute des pommes.

Les recherches de physiologie végétale ont donc la plus grande importance pour l'agronome qui ne pourra interpréter les résultats de ses expériences ou améliorer ses techniques qu'en s'appuyant sur une connaissance approfondie des résultats de la recherche fondamentale.

Dans ces recherches, on tente de contrôler l'influence des facteurs externes. Par exemple, dans des études de nutrition minérale, on supprimera la redoutable complexité du facteur sol en travaillant en solution nutritive ou en solution coulante. Mieux encore, par l'emploi d'un appareil comme le Phytotron, mis au point à l'Université de Liège par le Professeur R. BOUILLENNE, on contrôlera simultanément la température, l'humidité de l'air et l'éclairage.

Les résultats de physiologie végétale qui nous intéressent ici sont de deux ordres : le développement phasique des plantes, l'absorption, l'accumulation et la translocation des substances minérales.

La loi du développement phasique des plantes a été formulée un peu avant la dernière guerre par LYSSENKO. Elle fait une distinction très nette entre la *croissance*, — évolution *quantitative* en poids, volume, taille —, et le *développement* — transformation *qualitative* telle que, par exemple, le passage de la phase végétative à la phase sexuée.

La reconnaissance des diverses phases revêt une importance considérable car des transformations physiologiques importantes se produisent au passage d'une phase à l'autre. Très souvent, les courbes de croissance montrent un brusque changement de pente à ce moment.

Une conséquence en est que l'*âge physiologique* de la plante, déterminé par ses phases, a une beaucoup plus grande importance que son *âge chronologique*.

Ce sont ces principes qui nous ont guidés en 1948, lors des premières recherches que nous avons menées sur l'*arachide*.

Nous avons montré que les courbes de croissance présentaient des changements de pente au début de la floraison et au moment où l'arachide a enfoncé de nombreux gynophores dans le sol. Nous

avons retrouvé le même phénomène au Sénégal, c'est-à-dire que l'allure des courbes est la même, quoique les valeurs absolues soient différentes (fig. 1). L'âge physiologique, début de floraison, est le même au Sénégal et à Antibes, quoique l'âge chronologique de la plante se place à 30 jours pour le Sénégal et à 45 jours pour Antibes. La comparaison entre plantes dans diverses situations doit se faire à âges physiologiques égaux. Autrement dit, le développement de l'arachide est, pour les facteurs que nous avons étudiés, le même au Sénégal et en France, quoique la croissance soit différente. Ceci nous autorisait à généraliser nos résultats et à les appliquer pour des situations aussi différentes que le Maroc, le Sénégal, la Haute-Volta ou le Moyen-Congo.

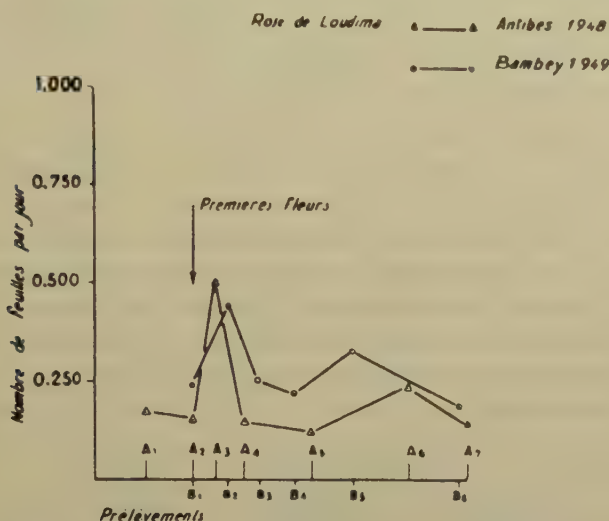


Fig. 1 — Vitesse de formation des feuilles sur la tige principale

Le stade de la première floraison constitue donc une étape précise dans la vie de la plante et il est facile à repérer. C'est pourquoi nous l'avons choisi pour le prélèvement des feuilles du diagnostic foliaire, car nous pouvons ainsi comparer les résultats de divers territoires et même d'années différentes.

Une autre considération nous a amenés à retenir cette époque de prélèvement. Elle est basée sur les relations entre accumulation des ions et métabolisme.

L'accumulation des ions dans la cellule végétale en concentra-

tion beaucoup plus forte que celle du milieu ambiant est longtemps demeurée mystérieuse. Vers 1930, LUNDEGARDH en Suède et HOAGLAND aux États-Unis ont cherché simultanément si cette accumulation — qui devait demander une dépense d'énergie puisqu'elle se réalisait *contre* un gradient de concentration — n'était pas liée au métabolisme respiratoire, principal fournisseur d'énergie de la plante. Leurs travaux et ceux de nombreux physiologistes ont démontré la justesse de ce point de vue. C'est ainsi qu'en 1934, nous avons pu établir le rapport qui existe entre le gradient d'accumulation le long de la racine et un même gradient respiratoire des diverses régions de la racine.

C'est donc au moment où l'activité métabolique est la plus intense que les possibilités d'accumulation sont les plus importantes.

Nous avons vu que le début de la floraison correspond à une accélération de la vitesse de croissance.

C'est pourquoi nous avons retenu ce moment pour le prélèvement des feuilles du diagnostic foliaire.

Une dernière considération de physiologie végétale motive ce choix. La feuille constitue un laboratoire de synthèses et un organe d'accumulation temporaire. Les substances minérales venant des racines y sont transloquées, entrent souvent dans des synthèses variées et peuvent à nouveau être réparties à d'autres organes du végétal. Des recherches récentes avec l'isotope N15 sur l'arachide ont même montré que l'azote des feuilles pouvait migrer jusqu'aux pointes radiculaires.

Il en résulte que la détermination des possibilités d'absorption des substances minérales sera beaucoup plus précise sur la feuille que sur un organe de translocation — la tige par exemple — puisque dans ce cas, nous ne pouvons faire la distinction entre ce qui vient des racines et ce qui vient des feuilles (*).

La mise au point rapide de la technique du diagnostic foliaire pour l'arachide n'a été possible que grâce à l'utilisation des données de la recherche fondamentale.

(*) A remarquer que, quoique général, le choix de la feuille comme organe de référence n'est pas absolu.

III. RELATION ENTRE RENDEMENT ET TENEUR DES FEUILLES EN ÉLÉMENTS MINÉRAUX

Le diagnostic foliaire essaie dans un but d'application pratique d'inclure dans une équation rendement et teneur en éléments minéraux :

$$R = f (\% \text{ éléments minéraux}) \quad (1)$$

Mais les deux termes dépendent de tant de facteurs intermédiaires que l'on pourrait douter de la possibilité de trouver une relation valable.

Le rendement d'un végétal est en effet contrôlé par l'action réciproque de facteurs internes et externes et la nutrition minérale de la plante, n'est qu'un des multiples facteurs du rendement. Son importance par rapport aux autres facteurs dépendra des circonstances de temps et de lieu, comme l'ont montré par exemple les recherches de CLEMENTS (1952) sur la canne à sucre, recherches qui mettent en évidence l'importance primordiale de l'insolation.

Cependant, d'une manière générale, le rendement est une fonction de la croissance :

$$R = f (c) \quad (2)$$

Cette deuxième fonction sera de nature plus ou moins complexe selon le végétal. Pour le palmier à huile, la relation (2) est assez simple (chaque feuille porte une inflorescence ; il n'y a pas de ramification du stipe) ; elle est complexe chez l'arachide (PREVOT 1949) où toutes les ramifications portent des fleurs ; mais la formation de gynophores et la production de gousses « utiles » n'ont lieu presque uniquement que sur les nœuds de la base. Dans ce cas, il n'est pas surprenant de constater parfois une relation curvilinéaire entre croissance et rendement, aboutissant à ce que l'on appelle une « consommation de luxe ». La relation peut même parfois être négative.

L'étude de la croissance et du développement de la plante est donc nécessaire pour interpréter correctement les expériences agronomiques et les résultats du diagnostic foliaire. Les recherches de Rothamsted (WATSON 1952), de Liège (BOUILLENNE 1940), les études biométriques sur le tabac de SCHWARTZ (1949) sont également des exemples d'interprétation physiologique d'expériences agronomiques.

L'analyse des résultats du diagnostic foliaire doit aussi s'appuyer sur les études théoriques et notamment sur l'analyse des rapports

entre concentration de la solution, accumulation des ions et croissance. A cet égard, la culture des tissus fournit une technique efficace (HELLER 1953).

La relation entre la concentration de la solution en un élément donné et la quantité absorbée et la relation entre concentration et croissance sont schématiquement de même type et aboutissent à une relation générale entre croissance et quantité absorbée.

Mais la relation qui nous intéresse plus spécialement, pourcentages d'un élément dans les tissus — croissance, est plus complexe.

En effet, dans le cas de cellules en voie de croissance, l'augmentation de la concentration de la solution en un élément déficient provoque, dans certaines limites, simultanément une augmentation de la quantité absorbée et de la croissance. L'effet sur le pourcentage en cet élément pourra être négatif, nul ou positif selon la valeur respective de l'augmentation de la vitesse de croissance et de la vitesse de l'absorption.

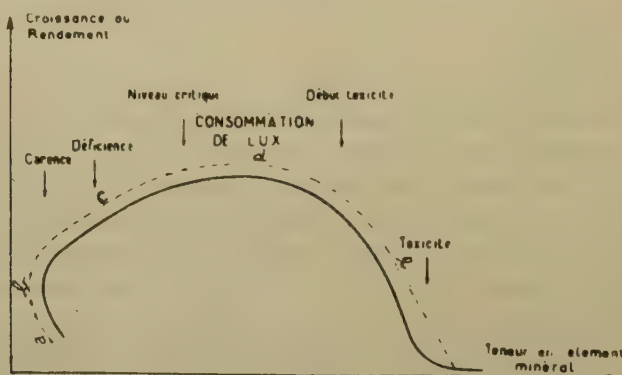


Fig. 2.

C'est pourquoi le diagnostic foliaire utilise des feuilles ayant terminé leur croissance et, comme l'absorption des ions est en rapport avec l'activité métabolique, des feuilles de même âge physiologique.

Cette simplification nécessaire ne résout pas cependant la difficulté. La feuille accumule les ions ; ceux-ci peuvent être exportés de la feuille vers les zones en voie de croissance rapide. C'est ainsi que les études de diagnostic foliaire montrent un appauvrissement en N, P et K avec l'âge de la feuille et un enrichissement en Ca, élément peu mobile.

Il en résulte que la relation générale pourcentage en élément-croissance est complexe. La relation générale pourcentage entre élément et rendement schématisée dans la *fig. 2* l'est aussi.

Dans la partie « a » de la courbe, la déficience est accentuée et l'augmentation de croissance ou de rendement provoquée par l'adjonction de l'élément déficient est tellement importante que les pourcentages dans la feuille sont diminués ou n'évoluent pas (partie « b »). Dans la région de Louga (Sénégal), par exemple, on constate souvent une diminution (ou une stabilisation) des teneurs en azote de la feuille d'arachide, parallèlement à une augmentation de rendement, provoquée par l'application de sulfate d'ammoniaque.

Ce sont plutôt les parties « c » et « d » de la courbe que l'on rencontre dans les cas de carences phosphorées au Sénégal.

Les cas de toxicité manganique mis en évidence dans la vallée du Niari (Moyen-Congo) se situent dans la partie « e » de la courbe (OLLAGNIER et PREVOT 1955).

IV. CONCLUSION

Il n'y a pas toujours évolution parallèle des pourcentages en éléments minéraux et des rendements. Les données fournies par le diagnostic foliaire doivent être interprétées sur des bases physiologiques et, à ce point de vue, les recherches sur l'absorption et la translocation, les interactions et le rôle des éléments minéraux sont de première importance.

BIBLIOGRAPHIE

BOUILLENNE R., KRONACHER P et DE ROUBAIX J, 1940.

Note préliminaire sur les étapes du cycle végétatif de la betterave sucrière (*Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belg.*, **26**, 240-261).

CLEMENTS H. F., SHIGGURA G. et AKAMINE E. K., 1952.

Factors affecting the growth of the Sugar cane (*Univ. Hawai Expt. Stat. Technical Bull*, N° **18**, 1-90).

HELLER R. 1953.

Recherches sur la nutrition minérale des tissus végétaux cultivés in vitro (Thèse Fac. Sc. Univ. Paris, 223 p.).

LAGATU H. et MAUME L., 1926.

Diagnostic de l'alimentation d'un végétal par l'évolution chimique d'une feuille convenablement choisie (*C. R. Acad. Sci., Paris* **182**, 653-655).

OLLAGNIER M. et PREVOT P., 1955.

Liaison entre dégradation du sol et toxicité manganique (*Oléagineux, Paris, 10, 663-666*).

PREVOT P., 1949.

Croissance, développement et nutrition minérale de l'arachide (*Oléagineux Coloniaux, Institut de Recherches pour les Huiles et Oléagineux, Paris, 1-108*).

PREVOT P. et OLLAGNIER M., 1956.

Méthode d'utilisation du diagnostic foliaire, Analyse des Plantes et Problèmes des fumures minérales, (*Congrès Science du Sol, 177-192*).

OLLAGNIER M. et PREVOT P., 1956.

Comparaison du diagnostic foliaire et de l'analyse des sols pour la détermination des besoins en engrais de l'arachide, Analyse des Plantes et Problèmes des Fumures Minérales, (*Congrès Science du Sol, 262-271*).

SCHWARTZ D. et CUZIN J., 1949.

Croissance comparée de deux parcelles en culture ; application à l'étude des engrais (*C. R. Acad. Sc. Paris, 228 (23), 1820-1822*).

WATSON D. J., 1952.

The physiological basis of variation yield (*Advances in Agronomy, vol. IV, 101-145*).

IMPRIMERIE GEORGE MICHEL, S. A., 6 RUE DE LA PAIX, LIÈGE

PRINTED IN BELGIUM

RAPPORTS PHYSIOLOGIQUES ENTRE L'ALIMENTATION MINÉRALE ET LA TUBÉRISATION CHEZ *BRASSICA NAPUS* L

par ARMAND NASSOGNE, lic., Liège
chargé de mission *FULREAC* au Katanga

La tubérisation des plantes supérieures a déjà fait l'objet de divers travaux à l'Institut de Botanique de Liège mais d'après les données de la littérature physiologique, elle ne semble pas avoir été fort étudiée ailleurs.

R. et M. BOUILLENNE (1930), BOUILLENNE et DEMARET (1935), BOUILLENNE, KRONACHER et DE ROUBAIX (1940), WILLIAM (1940 et 1945) et DEUSE plus récemment, ont démontré que la tubérisation est une étape importante dans la physiologie de certains végétaux, qu'elle est caractérisée par des aspects morphologiques mais aussi par certains chimismes internes particuliers.

Nous étudions ici le métabolisme de quelques éléments minéraux en fonction de la tubérisation chez *Brassica Napus* L.

TECHNIQUES ET MÉTHODES

Nous avons cultivé *Brassica Napus* en aquiculture suivant la technique de subirrigation (HOMÈS 1953) ; nous contrôlions rigoureusement les facteurs de lumière, température et humidité.

Par des prélèvements et des dosages hebdomadaires nous avons suivi pour chacun des organes considérés séparément (racines, feuille 1, feuille 2, etc...) l'évolution de son poids sec et de la concentration en Azote total, Phosphore (P_2O_5), Potassium (K), Magnésium (Mg), et Calcium (Ca) dans cette matière sèche. Nous avons employé des techniques de micro et semi-microdosages colorimétriques et titrimétriques.

A. *Croissance du Brassica Napus.*

Nous distinguons deux étapes dans la croissance du *Brassica Napus* sous nos conditions de culture :

1) tout d'abord une étape de prétubérisation caractérisée par un ajustement dans la forme des 6 premières feuilles successivement produites vers un type stable atteint dans la feuille 6 ; en outre l'hypocotyle a une croissance lente en taille et en poids sec.

2) Ensuite une étape correspondant à la tubérisation de l'hypocotyle, celui-ci se déchire et se décortique puis accroit son diamètre et son poids sec. Les feuilles 7, 8, etc... successivement produites par la plante sont toutes morphologiquement semblables et sont construites sur le type de la feuille 6.

Ces étapes ont été décrites une première fois par BOUILLENNE et al. dans une étude sur la betterave sucrière.

B. *Évolution du poids sec et des concentrations en éléments minéraux.*

Pour les cotylédons et chacune des feuilles successives, le poids sec et les concentrations en N., P, K, Ca et Mg augmentent durant la jeunesse de l'organe, atteignent un maximum au cours de sa maturité puis décroissent pendant la sénescence. D'autre part, il existe à travers les cotylédons et les différentes feuilles successives, considérées à un même âge physiologique, (par exemple l'âge adulte : diagramme 1) une évolution dans la concentration de chacun des 5 éléments minéraux. D'autre part, le diagramme 2 montre l'évolution des concentrations des 5 éléments dans la racine.

Les concentrations en N et P augmentent, la concentration en Ca diminue tant dans la racine qu'à travers les feuilles successives. Remarquons qu'un palier existe dans la diminution du Calcium, il coïncide avec la période de décortication. La concentration en Mg augmente légèrement dans la racine et diminue dans les feuilles successives. En ce qui concerne le POTASSIUM, la concentration atteint un maximum dès le départ de la tubérisation, ce maximum se maintient au cours de la décortication ; à cette date la feuille 3 atteint sa maturité et l'évolution de la concentration en K à travers les feuilles adultes successives y est presque à son maximum. Pendant que la teneur en K décroît dans la racine, elle reste maximum

dans les feuilles 3, 4, 5 au cours de la tubérisation puis décroît dans les feuilles 6 et 7.

On peut voir que l'évolution des concentrations en P, N, Mg présente une courbe régulière qu'elle soit ascendante ou descendante tant dans les racines que dans les feuilles successivement adultes.

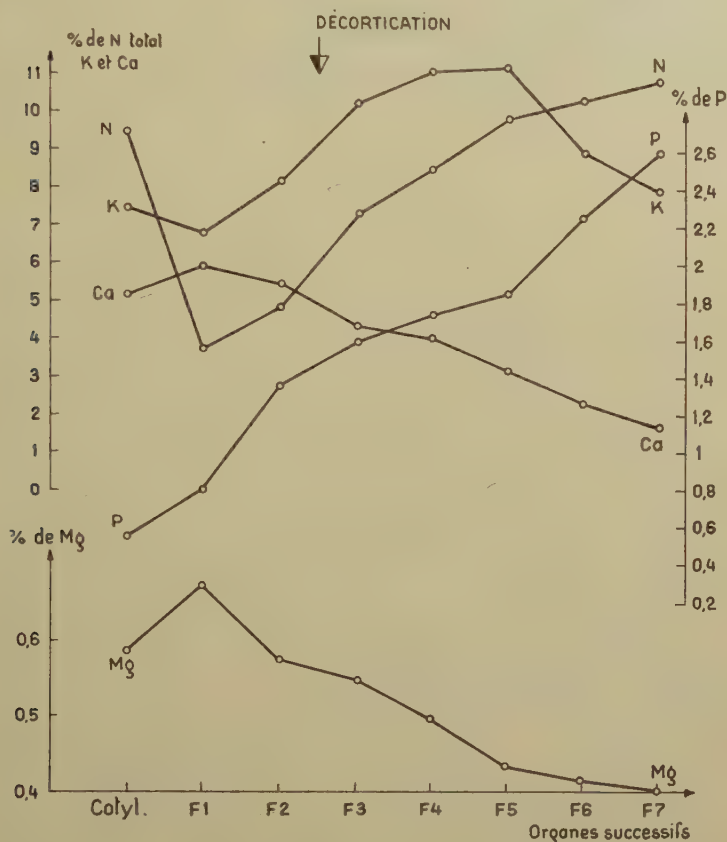


Diagramme 1. — Évolution des concentrations en N, P, K, Ca et Mg. dans la matière sèche des cotylédons et des différentes feuilles au stade adulte.

L'alimentation minérale du Navet en ces éléments ne semble donc pas influencée par les phénomènes accompagnant la tubérisation. Il n'en est pas de même pour le Calcium à propos duquel nous avons signalé un palier dans la diminution de la concentration de la racine. En ce qui concerne le Potassium, nous croyons pouvoir

relier le brusque accroissement de la concentration en cet élément, dans les racines d'abord, dans les feuilles ensuite, à une intensification du métabolisme de cet élément au cours des premiers stades de l'accumulation des matières sèches dans la racine.

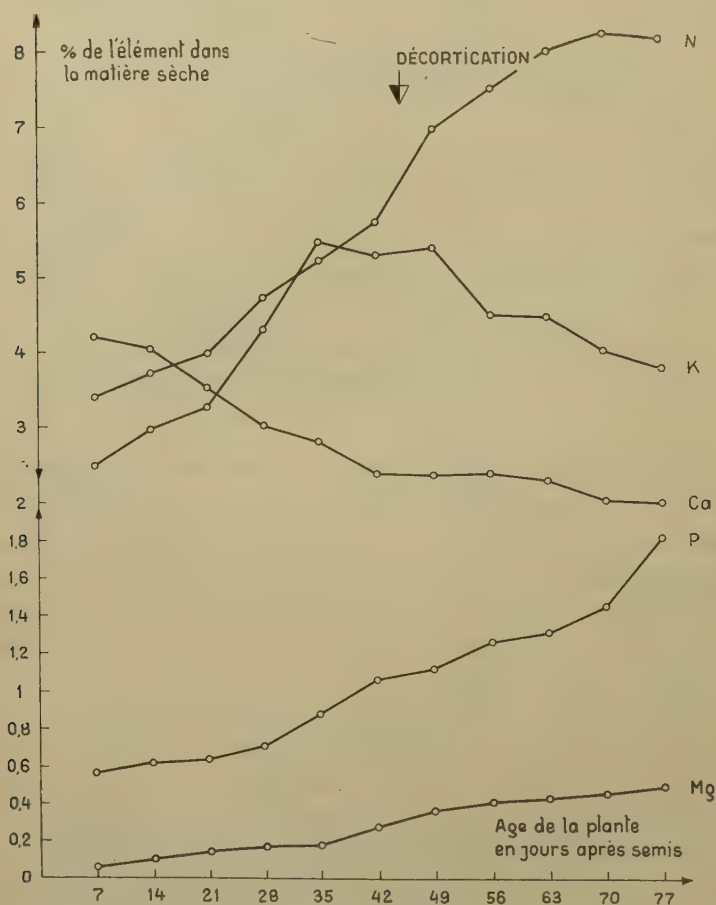


Diagramme 2. — Évolution des concentrations en N, P, K, Ca et Mg dans la matière sèche de la racine au cours du temps.

C. Redistribution.

A partir du poids sec et des concentrations en éléments minéraux, nous avons établi l'évolution dans chacun des organes de la quantité absolue, exprimée en γ , des 5 éléments étudiés. Dans les cotylédons

et chacune des feuilles nous constatons que la quantité absolue de chacun des 5 éléments augmente au cours de la jeunesse de l'organe, atteint un maximum pendant la maturité puis diminue durant la sénescence ; seule la feuille 1 fait exception.

Une partie du contenu minéral est donc exporté, redistribué au cours de la vieillesse de ces organes. Nous avons caractérisé quantitativement, pour chacun des 5 éléments considérés, dans chacun des organes, l'intensité de cette redistribution ; nous exprimons la quantité d'éléments redistribués par l'organe en % de la quantité totale de cet élément accumulée dans l'organe.

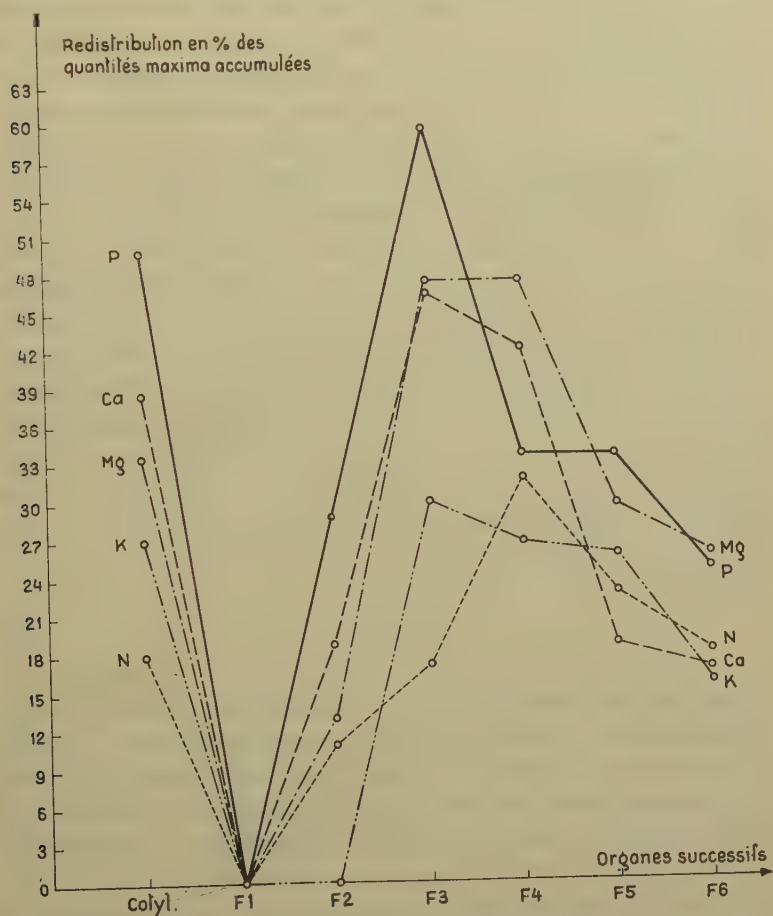


Diagramme 3. — Redistribution des cinq éléments minéraux, à partir des différents organes.

Deux faits apparaissent dans le diagramme 3 :

1) pour chaque organe, le taux de redistribution varie d'un élément à l'autre : l'intensité de la redistribution du Phosphore est en général supérieure à celle du Magnésium ou du Calcium qui sont comparables. Il est remarquable de constater que la redistribution de l'Azote et du Potassium sont relativement faibles.

2) d'autre part il existe à travers les différents organes une évolution dans l'intensité de la redistribution qui est comparable pour chacun des 5 éléments. La redistribution à partir des cotylédons est importante, elle précède les phénomènes de décortication. La redistribution est nulle à partir de la feuille 1 : il est à remarquer que le vieillissement de cette feuille coïncide avec le début des déchirements de la racine ; il est possible que le processus normal de redistribution soit troublé par les profonds bouleversements anatomiques. Les premiers stades de tubérisation sont caractérisés par une redistribution croissante à partir de la feuille 2. Cette redistribution atteint une intensité maximum dans les feuilles 3 et 4 au moment où se produit dans la racine une accumulation intense des éléments minéraux. L'intensité de la redistribution diminue à partir des feuilles 4 puis 5 dont la sénescence coïncide avec un ralentissement de l'accumulation d'éléments dans la racine.

Ainsi donc, en même temps que s'amorce un accroissement considérable de l'accumulation de matières sèches et de sels minéraux dans la racine a lieu une importante redistribution à partir des cotylédons. De plus, au cours de la tubérisation active, c'est la redistribution à partir des feuilles qui semble fournir à la racine les éléments qu'elle accumule.

CONCLUSIONS

L'étude de l'évolution des concentrations des 5 éléments minéraux, considérés à l'échelle de chaque organe séparément, montre que l'incidence de la tubérisation sur le contenu minéral de *Brassica Napus* se marque au niveau du Potassium et du Calcium ; elle semble être nulle quant à l'Azote, le Phosphore et le Magnésium.

Différents auteurs travaillant sur des espèces non tubérisantes, ont constaté comme nous une augmentation du taux d'Azote et de Phosphore dans les différents organes au cours du cycle végétatif. Concernant le Magnésium, nous n'avons trouvé dans la littérature

aucune indication nous permettant une comparaison. De nombreux auteurs ont constaté une augmentation brusque en Potassium dans les tiges et les feuilles peu avant l'émergence des inflorescences chez certaines espèces ; chez *Brassica Napus* nous avons mis en évidence une augmentation importante du taux de Potassium dans la racine d'abord puis dans les feuilles au moment des premiers stades de tubérisation. Le rôle important de K dans ce phénomène est démontré d'autre part par une expérience de carences effectuée par Madame BOUILLENNE, NASSOGNE et SYLVESTRE : des radis privés de K ont fleuri sans parvenir à former un tubercule. Pour le Calcium enfin, les premiers stades de la tubérisation sont caractérisés par un plateau dans l'évolution descendante de la teneur de la racine ; cette évolution descendante du taux de Calcium confirme les travaux de LUNDEGARD et PREVOT respectivement sur les céréales et l'arachide.

L'évolution des quantités pondérales de chacun des 5 éléments étudiés, dans chacun des organes, nous a permis de mettre en évidence une redistribution des éléments minéraux. La plupart des travaux publiés sur la redistribution minérale ont été effectués sur l'ensemble ou sur des groupes de feuilles d'une plante et les auteurs ont rarement tenté de caractériser quantitativement le phénomène ; de plus la redistribution d'éléments minéraux est constatée par eux au moment de l'émergence des inflorescences. Pour notre part, nous montrons qu'il existe une évolution quantitative de la redistribution comparable pour les 5 éléments étudiés ; nous mettons en évidence l'influence de la tubérisation sur ce phénomène dans le sens d'une augmentation de la redistribution au cours de ses premiers stades : ceci implique une corrélation extrêmement étroite entre accumulation et redistribution des éléments minéraux.

Nous exprimons notre reconnaissance à Monsieur et Madame Bouillenne pour leurs conseils et pour l'intérêt qu'ils nous ont manifesté au cours de ce travail. Nous remercions Monsieur Sironval ainsi que Monsieur Prevot qui nous a reçu au laboratoire de l'I. R. H. O. à Paris où nous avons récolté de très nombreux renseignements.

R. et M. BOUILLENNE-WALRAND :

« Contribution à l'étude de la respiration en fonction de l'hydratation.
Échanges respiratoires dans les racines tubérisées de *Brassica napus* L. ».
Ann. de physiologie et physicochimie biol., n° 4, 1926.

R. BOUILLENNE et T. DEMARET :

« Échanges respiratoires en fonction de l'hydratation des tubercules mâles
et femelles de *Bryonia dioica* L. au cours de leur cycle végétatif ».
Ann. de physiologie 11 (5) 1935.

R. BOUILLENNE, KRONACKER et DE ROUBAIX :

« Étapes morphologiques et chimiques dans le cycle de la Betterave sucrière ».
Deherte-Delcours, Renaix 1940.

P. DEUSE :

« Tubérisation et auxine ».
Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. T. LXXIX 1947.

HOMÈS, ANSCIAUX et VAN SCHOOR :

« L'aquiculture ».
Ministère des colonies. Direc. Agriculture 1953.

P. PREVOT :

« Nutrition minérale de l'Arachide au cours de sa croissance. Croissance
et développement de l'Arachide ».
Oléagineux, 4^e année, n° 1 et n° 2. I. R. H. O. Paris 1949.

A. WILLIAM :

« La saccharogénie dans la Betterave ».
Sucrierie Belge, n° 4, 5, 6 et 7, 1945, et *Public. Inst. Belg. Amélior.
Bett. sucrière*, 13^e année, n° 5, 1945.

PÉNÉTRATION, LOCALISATION ET REDISTRIBUTION DE L'ION Ca^{++} CHEZ *RAPHANUS SATIVUS* L (*)

par C. M. BACQ,
*Assistante à l'Institut de Botanique
de l'Université de Liège*

I. INTRODUCTION

Le passage du Ca^{++} à l'intérieur des racines se fait, comme celui des autres cations, selon deux modalités principales. La première est passive : les ions pénètrent, sans dépense d'énergie, dans la partie des tissus appelée « free space », soit par simple diffusion, soit grâce à la réalisation d'un équilibre de Donnan entre les anions fixes de la cellule et les cations mobiles (ROBERTSON, 1958).

La seconde modalité, sous la dépendance du métabolisme respiratoire, est un passage actif : il se fait avec l'intervention d'une molécule organique qui fonctionne comme transporteur (carrier). La spécificité des carriers expliquerait la sélection quantitative entre les ions. Les transporteurs seraient propres à un groupe d'ions : les ions Sr^{++} , Ba^{++} , Ca^{++} présents dans le milieu extérieur entreraient en compétition pour un nombre défini de molécules de carrier (EPSTEIN, 1956).

A l'intérieur de la plante, le Ca se comporte comme un ion peu mobile qui s'accumule dans les feuilles. Le Ca, nouvellement absorbé, se dirige vers les organes jeunes (RIRIE et TOTH, 1952). La localisation première du Ca se modifie peu en fonction du temps (BUKOVAC, WITTWER, 1957), BIDDULPH, 1954, croit que le Ca n'est pas transporté dans le phloème.

On sait que les ions Ca^{++} et Sr^{++} sont très voisins du point de vue physiologique et l'étude des échanges de ces ions est devenue très importante, car les explosions atomiques disséminent principalement du ^{90}Sr , très dangereux pour l'homme.

(*) Présenté par M^{me} M. Bouillenne et reçu le 10 juin 1959.

L'incertitude relative à l'étape sol-végétaux constitue la principale cause d'ambiguïté lorsqu'on essaye de déterminer quelle sera, dans l'avenir, la contamination par le ^{90}Sr des tissus osseux.

La question du transport de l'ion Ca , cependant, est encore discutée et peu d'auteurs ont abordé le problème au niveau de chaque partie de la plante, en particulier. De même, on trouve peu de précisions au sujet de l'influence du stade de développement du matériel végétal sur le comportement de l'ion.

Nous avons étudié de façon précise la pénétration, la localisation et l'éventuelle redistribution de l'ion Ca^{++} (marqué au ^{45}Ca) chez le radis, *Raphanus sativus* L. Nous avons mis l'accent sur l'influence de l'âge physiologique du matériel, depuis la germination jusqu'à la formation du tubercule.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

a. Les plantes de radis (*Raphanus sativus* L, var. : « rond, rose à bout blanc ») sont cultivées en aquiculture dans des récipients de plastic. Les tiges sont soutenues par une plaque de plexiglass perforée et les racines plongent dans la solution nutritive mise au point par HOMÈS (1953) pour les plantes à racines charnues :

NH_4NO_3 : 0,115 gr/l ; KNO_3 : 0,516 gr/l ; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$: 0,752 gr/l ; K_2SO_4 : 0,069 gr/l ; $\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$: 0,785 gr/l ; KH_2PO_4 : 0,296 gr/l ; K_2HPO_4 : 0,037 gr/l ; H_3BO_3 : 0,85 mgr/l ; $\text{MnSO}_4 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$: 0,85 mgr/l ; $\text{ZnSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$: 0,85 mgr/l ; $\text{CuSO}_4 \cdot 5 \text{H}_2\text{O}$: 0,18 mgr/l ; $\text{FeSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$: 10 mgr/l.

La solution est renouvelée tous les 15 jours et son niveau maintenu constant par addition d'eau distillée. Les conditions extérieures sont fixes (Phytotron de l'Université de Liège) : température 20° , humidité relative de l'air 80 %, photo-période 8 h., la lumière est fournie par des tubes Phytor C. R. H. Lg. (Centre de Recherches des Hormones Végétales de Liège).

Les plantes expérimentées sont choisies à 3 stades physiologiques caractéristiques :

1^o plante jeune à 2 feuilles (33 jours) ou 4 feuilles (39 jours) développées en plus des cotylédons ;

2^o stade de pré-tubérisation (50 jours) : 6 feuilles développées, l'hypocotyle commence à s'épaissir ;

3^o tubercule formé (78 jours).

b. On immerge les racines dans une solution marquée de composition identique à celle de la solution de culture normale et d'activité égale à $7\mu\text{c}$ par litre environ. Le ^{45}Ca a été fourni sous forme de Ca Cl_2 par le centre des études nucléaires de Moll.

c. Les tissus végétaux sont séchés jusqu'à poids constant (étuve 110°) puis incinérés. Les cendres sont reprises par HCl concentré. Le Ca^{++} , précipité par l'oxalate ammonique au pH 5, est recueilli dans un appareil à filtration d'isotopes (Tracerlab), qui permet d'obtenir un dépôt d'épaisseur uniforme et de surface connue.

La pesée soigneuse de chaque précipité donne la quantité de Ca total de l'échantillon ; sur le même précipité, on mesure la radioactivité au compteur G. M. (DE LOOSE, 1956).

Les valeurs d'activité sont corrigées de façon à tenir compte de l'autoabsorption qui est importante dans le cas du ^{45}Ca (COMAR et coll., 1951).

Chaque dosage est exécuté 3 fois. Le résultat fourni est une moyenne accompagnée de l'erreur standard, calculée à partir de ces 3 chiffres. Les autoradiographies sont réalisées sur des films No Screen X Ray Kodak et développées après 20 jours d'exposition.

III. RÉSULTATS

A. Pénétration du Ca^{++} dans la plante

La figure 1 montre l'évolution de la radioactivité d'une plante au stade 4 feuilles (39 jours) après 24 heures de séjour dans la solution marquée. La courbe se divise en 2 segments de pente différente, le 2^{me} segment est une droite que l'on peut extrapoler à 0h. La courbe s'explique logiquement (comme l'ont fait EPSTEIN et LEGGETT, 1954) par l'existence de 2 compartiments :

— l'un -a- est rapidement en équilibre isotopique avec la solution extérieure ;

— l'autre -b- dans lequel le Ca marqué pénètre continuellement.

Connaissant l'activité spécifique de la solution marquée, on peut déduire la capacité du compartiment -a- et la vitesse de pénétration du Ca dans le compartiment b : dans le cas de la fig. 1, le compartiment -a- contient 0,12 mgr de Ca soit 8 % du Ca total de la plante et en 24 heures, la quantité qui a pénétré dans le compartiment b

correspond à 28% du Ca total de la plante (nous avons appelé cette expression de la prise de Ca : « *rapport d'absorption* »).

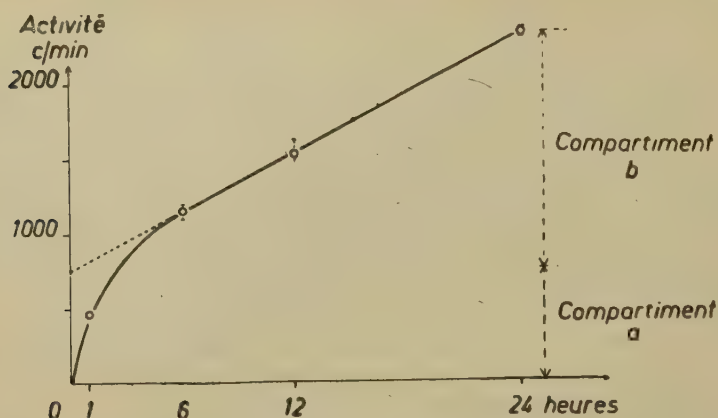


Fig. 1 : Pénétration du Ca marqué dans une plante de 39 jours au cours d'un traitement de 24 h. des racines

A. I. Caractéristiques du compartiment -a-

1. En détaillant l'évolution de l'activité pendant les premières minutes de traitement, on voit que le compartiment -a- est en équilibre avec la solution radioactive après 1 heure de contact (fig. 2) ; le demi-équilibre est déjà réalisé après 10 minutes.

2. Après 1 heure de traitement, les racines sont plongées dans la solution nutritive stable pendant 10,30 et 60 minutes (fig. 2). On enregistre une perte d'activité très forte pendant les premières minutes : après une heure la quantité de Ca marqué qui est libérée dans le milieu correspond à la capacité du compartiment -a-. La figure 2 est formée de 2 courbes inverses : elles expriment un même phénomène : la réalisation de l'équilibre entre les ions Ca^{++} normaux et les ions Ca^{++} marqués dans le compartiment -a-.

3. Si les plantes traitées sont plongées dans l'eau distillée, elles libèrent également du Ca marqué. Après une heure, cette quantité correspond à la moitié de la perte enregistrée dans la solution nutritive normale.

4. Le graphique (fig. 3) prouve que les quantités de Ca marqué libérées par les racines soit dans l'eau distillée, soit dans la solution

Activité spécifique
c/min.par mg. de Ca

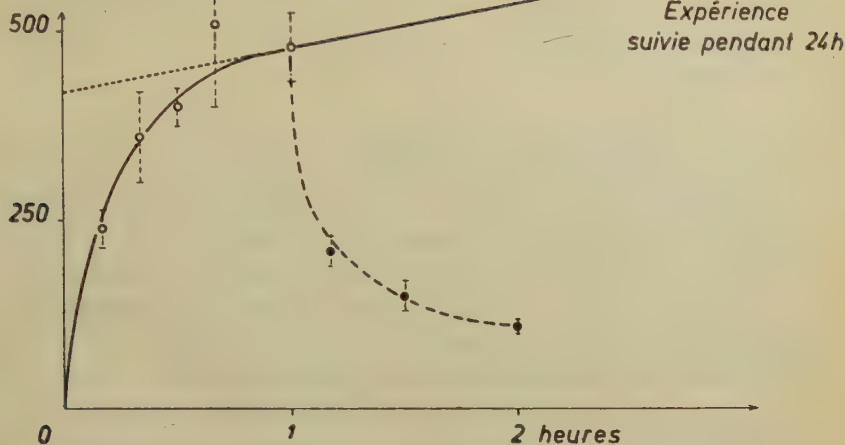


Fig 2 : Absorption du Ca marqué dans une solution radioactive et libération de Ca marqué dans une solution normale de même composition
(plantes de 49 jours)

- racines plongées dans la solution radioactive
- - racines plongées dans la solution normale
- - - - extrapolation déterminant la capacité du compartiment -a-

Activité spécifique
c/min.par mg. de Ca

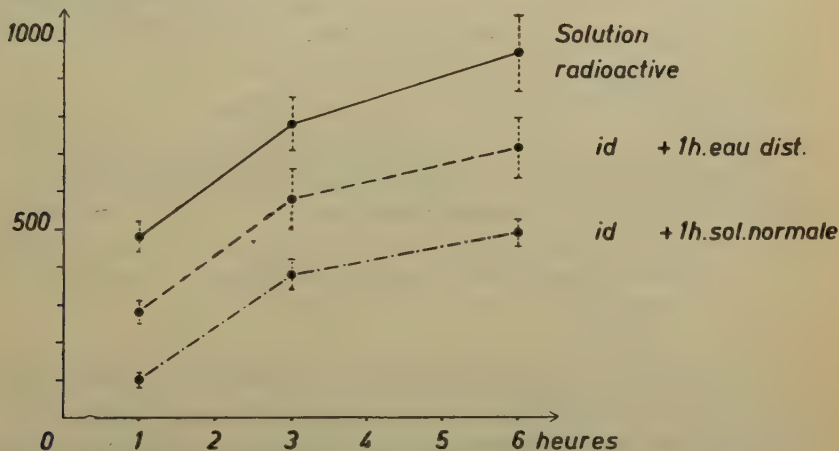


Fig. 3 : Évolution de la quantité de Ca marqué libérée dans l'eau distillée et dans la solution normale en fonction de la durée du traitement
(plantes de 49 jours)

normale sont *indépendantes de la durée du traitement*, c'est-à-dire de la teneur en Ca marqué du compartiment -b-. Ainsi le compartiment -a- se divise en 2 autres d'importance égale dans notre expérience : l'un s'équilibre avec l'eau distillée, l'autre uniquement avec la solution de même concentration ionique.

A. II. Caractéristiques du compartiment b

1. Le Ca marqué pénètre continuellement dans le compartiment b et la quantité absorbée n'est pas influencée par un retour de la solution radioactive à la solution normale ou à l'eau distillée.

2. Pour savoir si les ions, qui ont pénétré dans le compartiment a passent dans b, on a réalisé l'expérience suivante : des plantes marquées pendant une heure sont divisées en 2 lots ; l'un replacé en solution saline non radioactive, l'autre placé d'abord en eau distillée pendant des durées diverses (trois) et ensuite pendant une heure en solution non radioactive (fig. 4).

Activité spécifique
c/min.par mg. de Ca

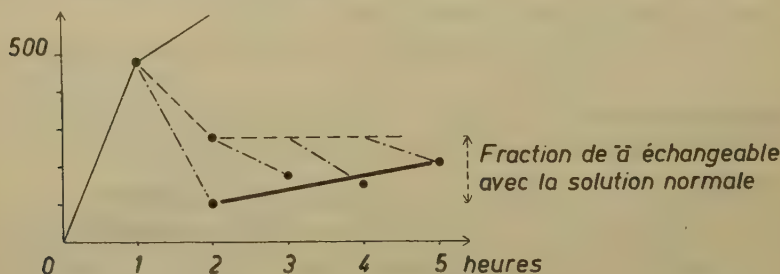


Fig. 4 : Augmentation avec le temps de séjour dans l'eau distillée de la quantité de Ca marqué non échangeable avec la solution normale (plantes de 49 jours)

- racines plongées dans la solution radioactive
- racines plongées dans l'eau distillée
- - -●- - - racines plongées dans la solution normale

Dans ces conditions, les ions Ca^{++} , qui ne sont pas libérés dans l'eau distillée, constituent la seule source de Ca de la plante. On voit que l'activité spécifique du Ca est d'autant plus grande que le séjour en eau distillée a été prolongé. Le passage des ions Ca^{++} du compartiment a au compartiment b est donc fonction de la durée du

contact eau distillée ; il est quantitativement important, car au cours des 3 heures que durent l'expérience, il concerne la moitié du Ca qui pénètre en *b*.

* * *

Il semble donc que le compartiment *a* contienne les ions qui pénètrent passivement dans la plante et que dans le compartiment *b* on ne trouve que les ions Ca^{++} qui ont pénétré dans les cellules par processus actif. Deux processus dirigent la pénétration passive :

a. la diffusion : l'équilibre se fait rapidement avec le milieu que ce soit la solution saline ou l'eau distillée ;

b. l'échange d'ions : les ions Ca^{++} marqués s'équilibrent avec les cations fixés sur les anions organiques cellulaires. Ce Ca n'est pas libéré si le milieu extérieur est de l'eau distillée.

A. III. *Influence du stade de développement de la plante sur la pénétration des ions Ca^{++}*

1. Proportionnellement à la quantité totale de Ca de la plante, la pénétration passive est d'autant plus grande que la plante est plus jeune : elle représente 8 % du Ca total d'une plante de 39 jours, 4 % chez une plante de 49 jours, 3 % chez une plante de 52 jours.

2. Une plante, âgée de 39 jours, absorbe métaboliquement en 24 h. du Ca marqué qui correspond aux 28 % de son Ca total. Quand elle est âgée de 49 jours, cette valeur est de 15 % ; quand elle est âgée de 78 jours, de 6 %. Ainsi le « rapport d'absorption » pourrait être une mesure de l'âge physiologique de la plante : le rapport est d'autant plus faible qu'elle vieillit. D'ailleurs, en rapportant le contenu en Ca total d'une plante entière à son poids sec on se rend compte que, au cours du développement, cette teneur reste constante (2-2,2 %). Le Ca s'accumule donc dans la plante en fonction de la croissance végétative.

B. LOCALISATION DU Ca DANS LA PLANTE

B. I. Les teneurs en Ca (exprimés en % de poids sec) des différents organes (racines, hypocotyle, tige, cotylédons, feuilles 1, 2, 3, 4, numérotées suivant l'ordre d'apparition) d'une plante de 39 jours sont rapportées dans la *fig. 5*.

Les graphiques sont analogues s'il s'agit de plantes de 33, 50 ou 78 jours.

Les parties de la plante peuvent se ranger selon leur teneur décroissante en Ca dans l'ordre suivant : les feuilles, des plus âgées aux plus jeunes, la tige puis les racines.

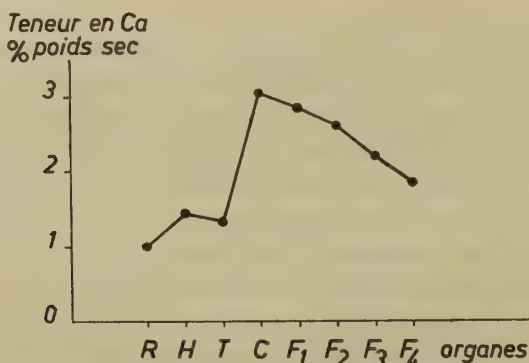


Fig. 5 : Teneur en Ca des différents organes d'une plante de 39 jours
 R : racines ; H : hypocotyle ; T : tige et bourgeon ; C : cotylédons ;
 F : feuilles numérotées suivant leur ordre d'apparition

B. II. La distribution du ^{45}Ca dans les divers organes (plante de 39 jours) a été suivie au cours des 24 h de séjour des racines dans la solution radioactive (fig. 6). L'expérience réalisée sur une plante de 50 jours a donné des résultats identiques.

— racines : Au cours de 24 heures de traitement : élévation brusque de radioactivité qui correspond exactement à la pénétration passive des ions dans le compartiment α défini par l'étude de la plante entière ; absorption active propre des racines (exprimée par la pente du 2^e segment de la courbe) très faible.

Après le traitement, retour pendant 7 jours dans la solution normale. Dans ces conditions, il n'y a que 4 % de Ca des racines qui soit marqué.

— hypocotyle et tige : l'allure exponentielle des courbes indique un mélange des isotopes normaux et marqués. Peu de 6 % seulement du Ca est marqué.

— les feuilles : absorbent toutes du Ca marqué ; la prise peut être considérée comme proportionnelle à la durée du traite-

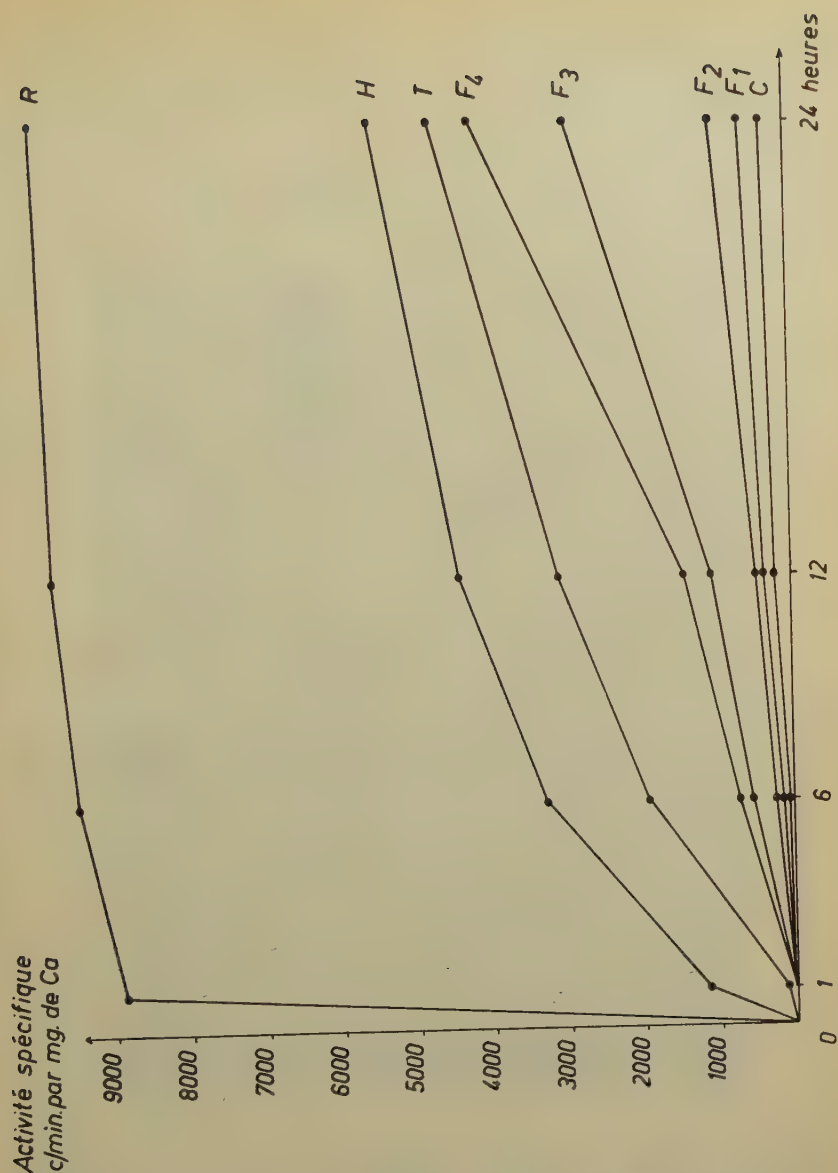


Fig. 6 : Localisation du Ca marqué dans les différents organes d'une plante de 39 jours au cours des 24 heures de traitement des racines.

R : racines ; H : hypocotyle ; T : tige et bourgeon ; C : cotylédons ;
F : feuilles numérotées suivant leur ordre d'apparition

ment, à partir du moment où l'activité spécifique du Ca apporté par la tige est constante.

La radiocativité apparaît en même temps dans toutes les feuilles (après 1 heure) ; ceci s'explique car la tige du radis est très courte.

La distribution entre les feuilles est inégale : le « rapport d'absorption » est d'autant plus élevé qu'une feuille est plus jeune (*fig. 7*).



Photo : R. Sauveur

Fig. 7 : Distribution du Ca marqué entre les différentes parties d'une plante de 53 jours au stade 6 feuilles (traitement : 24 h. en solution radioactive suivies de 24 h. en solution normale). Les feuilles sont numérotées suivant leur ordre d'apparition

B. III. La teneur totale et l'absorption du Ca par chacun des organes varient au cours du développement. La concentration en

Ca dans le chevelu des racines est toujours faible (= 1 % du poids sec), elle augmente légèrement quand la plante grandit.

Dans la tige, le Ca représente 1,3 % du poids sec, cette teneur évolue peu.

L'hypocotyle se détruit par la formation du tubercule radiculaire dont la teneur en Ca est relativement faible (0,86 %).

Ainsi la fixation du Ca n'est pas en rapport avec l'augmentation pondérale de ce tubercule. Vis-à-vis de l'ion Ca^{++} , le tubercule fonctionne comme une tige.

Les feuilles accumulent régulièrement le Ca durant toute leur vie. Cette accumulation est rapide au moment où la feuille est jeune puis devient de moins en moins importante. Toutes les feuilles évoluent de la même façon : l'intensité de l'absorption est donc une indication de l'âge physiologique d'une feuille. L'état adulte peut être également caractérisé par une teneur en Ca de 2,5 % du poids sec.

C. REDISTRIBUTION DU Ca

1. On met en solution radioactive pendant 24 heures des plantes au stade 2 feuilles (33 jours) que l'on transporte ensuite en solution normale : l'activité des différents organes a été mesurée 1 jour, 8 jours et 15 jours après (*fig. 8*) (respectivement A, B, C.).

La radioactivité totale d'une plante est la même dans les 3 séries, il n'y a donc pas de perte de Ca dans les plantes.

La localisation première figurée par la série A est conforme aux résultats précédents. Pendant le temps qui sépare A et B il se passe deux phénomènes :

a) les organes de transport se vident de leur Ca : diminution correspondant à 8,5 % de la radioactivité totale.

b) les cotylédons, feuilles 1 et 2 perdent une quantité de Ca qui représente 9,3 % de la radioactivité totale.

Ces 2 transports se font au profit des feuilles plus jeunes. On observe donc une redistribution faible, affectant 9,3 % du Ca absorbé en 24 heures, en faveur des feuilles qui se développent. Le transport de Ca est encore beaucoup plus faible pendant les 7 jours suivants : il existe un départ de Ca des feuilles 4 et des feuilles nouvelles (3,4 % de la radioactivité totale) vers les feuilles

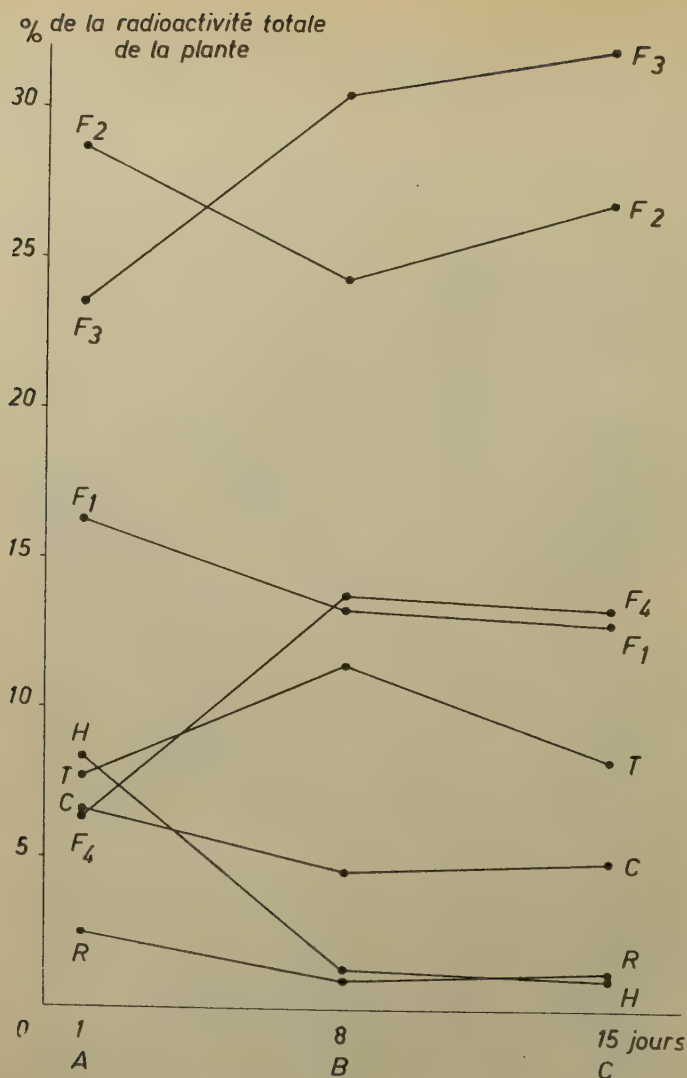
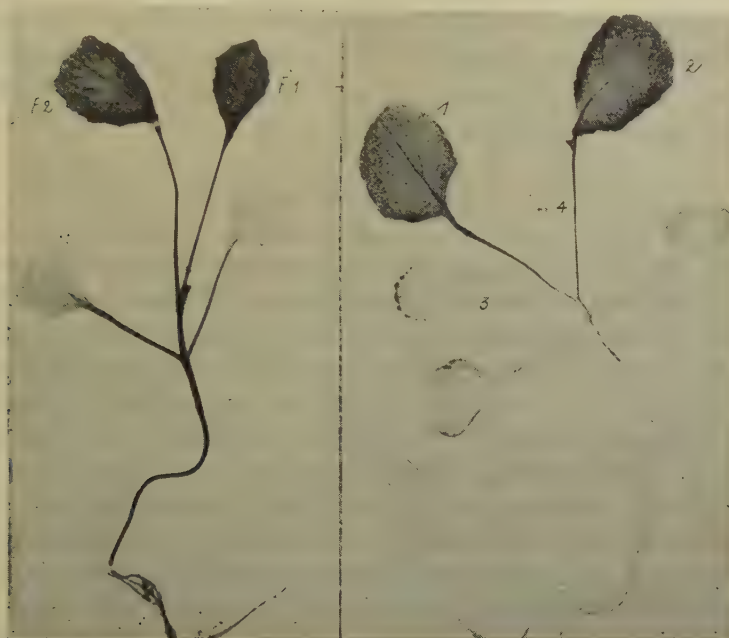


Fig 8 : Évolution de la répartition du Ca marqué pendant les 15 jours qui suivent un traitement des racines de 24 h. (plantes âgées de 33 jours au moment du traitement).

En abscisse : les jours qui suivent le traitement.

En ordonnée : activité des différents organes en % de l'activité totale de la plante (R : racines ; H : hypocotyle ; T : tige et bourgeon ; C : cotylédons ; F : feuilles numérotées suivant leur ordre d'apparition ; F₄ : représente dans les séries B et C la feuille 4 et les feuilles qui ont apparû depuis la fin du traitement).

2^e et 3. Les plantes (*fig. 9*) se trouvent dans les conditions A et B de l'expérience : on voit très bien la faible activité des feuilles développées après la fin du traitement. Le Ca marqué se concentre particulièrement dans les poils épidermiques, on sait que la précipitation du CaCO_3 est une caractéristique de ces formations chez les Crucifères, comme le radis.



Photos : R. Sauveur

A

B

Fig. 9 : Évolution en 8 jours de la répartition du Ca marqué. — Plantes de 33 jours dont les racines sont traitées pendant 24 heures,

en A : 1 jour après le traitement

en B : 8 jours après le traitement (2 nouvelles feuilles, 3 et 4, se sont développées)

2. Une expérience du même type a été réalisée sur des plantes tubérisées âgées de 78 jours. Le matériel, à la fin de son cycle végétatif (C) a ici une croissance faible et aucune nouvelle feuille n'apparaît entre les deux séries de dosages réalisés 1 et 7 jours après la fin du traitement.

On observe une perte d'activité des organes de transport (soit

15 % de l'activité totale de la plante) et une faible redistribution du Ca localisé dans les feuilles. La radioactivité des feuilles, n° 1 à 7, augmente (21 %) grâce à la montée du Ca mais aussi au départ, à partir des feuilles les plus jeunes d'une quantité de Ca responsable de 8 % de l'activité de la plante.

Donc dans le Ca marqué absorbé en 24 heures et fixé dans les feuilles pendant les 24 heures qui suivent, il existe une fraction mobilisable peu importante, représentant 8 à 9 % de la quantité absorbée en 24 heures. Elle se distribue à partir des feuilles jeunes vers les feuilles qui apparaissent ensuite ou vers les feuilles âgées, si la croissance est ralentie.

IV. DISCUSSION

Nos résultats s'accordent avec ceux de EPSTEIN et LEGGE (1954) dont les conceptions ont servi de base à notre travail. Il faut insister sur l'importance, en quantité de Ca, de la pénétration passive que nous avons observée sur des plantes entières. On sait que les cations entrent en plus grande proportion que les anions et que le Ca^{++} a ceci de particulier qu'il se fixe aux ions pectates de la paroi cellulaire. Les chiffres que nous avons obtenus ne sont pas une mesure de l'« apparent free space » puisqu'ils ne représentent pas la pénétration passive totale mais une équilibration entre le Ca marqué et les cations présents dans la solution nutritive. La diminution du rapport, pénétration passive — accumulation active, avec le vieillissement de la plante indique sans doute, que le développement de la surface racinaire n'est pas proportionnel à celui de la partie aérienne.

Le rapport d'absorption diminue au niveau de chaque feuille dans la mesure où celle-ci vieillit ; comme les feuilles sont les organes de fixation du Ca, la diminution du rapport d'absorption dans la plante entière est due à l'importance croissante de tissus âgés dans l'ensemble de la plante. La nécessité du Ca pour les tissus en croissance active est, selon nous, en rapport avec le rôle de cet ion dans l'élaboration de la membrane.

Nos résultats en ce qui concerne la localisation du Ca dans le radis sont plus détaillés que ceux obtenus par plusieurs auteurs sur des matériels différents (par ex. : BIDDULPH 1954 sur *Phaseolus vulgaris*) et parfaitement concordants. Comme nous l'avons montré, le Ca ne s'accumule pas sélectivement dans le tubercule ; de même

NASSOGNE, 1958, a observé une diminution de la teneur en Ca au cours de la formation du tubercule chez *Brassica napus* L. On pourrait considérer que le Sr^{++} se localise de la même manière.

Nos résultats montrent le peu de mobilité du Ca à l'intérieur de la plante de radis : son transport est lent et sa redistribution faible. BIDDULPH défend l'idée de l'immobilité complète du Ca des feuilles. Remarquons cependant que les études de redistribution faites *uniquement* au moyen d'autoradiographies ne peuvent révéler les variations minimales que nous avons observées par nos techniques d'analyse.

V. CONCLUSIONS

De l'étude du comportement de l'ion Ca^{++} chez *Raphanus sativus* L. cultivé en aquiculture et dans des conditions fixées (Phytotron de Liège), on peut tirer les conclusions suivantes :

1. Une partie des ions Ca^{++} qui ont pénétré dans les racines, restent mobiles et peuvent en sortir pour s'équilibrer avec les ions de la solution nutritive. Si la solution normale est remplacée par de l'eau distillée, l'équilibre se réalise en mobilisant une quantité d'ions Ca^{++} des racines deux fois moindre. Ces équilibres se réalisent en 1 heure, ils représentent la composante passive de la pénétration du Ca^{++} dans les racines.

2. La majeure partie des ions Ca^{++} qui ont pénétré dans les racines ne peuvent se libérer dans le milieu extérieur, ils constituent la partie qui a pénétré activement et qui est liée métaboliquement au contenu cellulaire. La quantité de Ca^{++} prise ainsi en 24 h. est d'autant plus élevée — par rapport à la teneur en Ca^{++} de la plante — que celle-ci est plus jeune. Relativement à cette absorption active, la pénétration passive diminue au cours du développement.

3. Les feuilles sont les organes d'accumulation du Ca^{++} . Le « rapport d'absorption » d'une feuille, quel que soit son numéro d'ordre d'apparition, est d'autant plus élevé que la feuille est jeune. Ce caractère, comme la concentration en Ca total de la feuille, peut caractériser l'âge physiologique de celle-ci. D'un autre côté, la plus grande partie du Ca du chevelu radiculaire est constitué par les ions échangeables avec ceux du milieu, tandis que l'hypocotyle et la tige contiennent surtout le Ca transporté vers les feuilles.

4. L'ion Ca^{++} fixé dans les feuilles est peu redistribué : nous

avons observé que 8 à 9 % du Ca marqué absorbé en 24 heures se redistribuent en 7 jours, 3 % seulement au cours des 7 jours qui suivent.

UNIVERSITÉ DE LIÈGE
Laboratoire de Phytochimie
de M^{me} M. BOUILLENNE-WALRAND.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

1. BIDDULPH, 1954, The distribution of P, Ca, S, Fe in the bean plants as revealed by use of radioactive isotopes. *Analyse des plantes et problèmes des engrais minéraux*, Paris IRHO, p. 1-310.
2. BUKOVAC J. M. et WITTWER S. H., 1957. Absorption and mobility of foliar applied nutrients. *Pl. Phys.* **32**, 428-435.
3. COMAR C. L. et coll. 1951. Use of ^{45}Ca in biological studies. *Nucleonics* **8**, 19-31.
4. COMAR C. L., RUSSEL S., WASSERMAN, 1957. Strontium/Calcium movement from soil to man. *Science* **126**, 485-492.
5. DE LOOSE R., 1956, Étude comparative de quelques méthodes pour la détermination des isotopes ^{32}P , ^{35}S , ^{45}Ca dans les tissus végétaux. *Chimie et Ind.* **76**, 6.
6. EPSTEIN et LEGGEH, 1954. The absorption of alkaline earth cations by barley roots. Kinetics and mechanism. *Amer. Journ. Bot.* **41**, 10, 785-91.
7. EPSTEIN E., 1956. Mineral nutrition of plants : mecanism of uptake and transport. *Ann. Rev. of Pl. Phys.* **7**, 1-25.
8. HOMÈS M., ANSIAUX J., VAN SCHOOR G., 1953, *Aquiculture*. Bruxelles.
9. NASSOGNE A., 1959. Rapports physiologiques entre l'alimentation minérale et la tubérisation chez *Brassica napus* L. *Bull. Soc. Roy. Sc. de Liège*, n° 3-4.
10. RIRIE D. et TOTH S., 1952. Plant studies with radioactive Ca. *Soil Sciences* **73**, 1-10.
11. ROBERTSON N. R., 1958. The uptake of minerals. *Encyclopedie of Pl. Phys.* **4**, Berlin.

ERRATA

Par suite de circonstances indépendantes de notre volonté, l'épreuve d'impression de la première page de cet article n'a pas été corrigée. Nous nous en excusons. C'est pourquoi, nous vous prions:

AU LIEU DE :

DE LIRE :

dans le titre, 2ème ligne....

Guibourtia Demeusei Harms	Guibourtia demeusei (Harms) J. Léonard
---------------------------	---

1ère ligne....

Guibourtia Demeusei Harms	Guibourtia demeusei (Harms) J. Léonard
---------------------------	---

2ème ligne....

(en langue indigène)	(en langue ekonda)
----------------------	--------------------

3ème ligne....

Uapaca Heudelotti: Harms	Uapaca heudelotii Harms
--------------------------	-------------------------

12ème et 13ème lignes....

Oubangia Laurentii (De Wild), Lophira procera A. Chev. (J. Léonard), Scyto- petalum Pierreanum (De Wild) Van Tieghem	Oubangia laurentii De Wild., Lophira proce- ra A. Chev., Scytoperalum pierreanum (De Wild.) Van Tieghem
--	---

14ème ligne....

Parinarium subcordatum. Oliv.	Parinaria subcordata Oliv.
----------------------------------	-------------------------------

19ème ligne....

Tumba, Guibourtia Demeusei Harms fait partie de plu- sieurs faciès	Tumba, Guibourtia demeusei (Harms) J. Léonard fait partie de plusieurs faciès
--	--

21ème ligne

Uapaca Heudelotii,	Uapaca heudelotii,
--------------------	--------------------

UN CAS DE RHIZOFLORIE CHEZ GUIBOURTIA DEMEUSEI HARMS

par CHARLES CHEUVART,

lic. Sc. Liège, chargé de mission IRSAC, centre scientifique de Mabali

Le *Copalier*, *Guibourtia Demeusei* Harms, « *Bokongo M-Baka* » (en langue indigène), est un arbre de 20 à 40 mètres, qui se rencontre fréquemment dans la Cuvette Centrale Congolaise.

Il est abondant le long des rivières, lacs et marais de la Province de l'Équateur (Lacs Léopold II, Tumba, fleuve Congo et ses affluents Ubangi, Ruki...) mais est particulièrement dominant dans les formations à eaux noires et périodiquement inondées.

J. LÉONARD le désigne comme un pionnier de la strate arborescente de l'association à *Uapaca Heudelotti* : Harms, grand arbre caractéristique par ses hautes racines-échasses. Cet auteur le signale accompagné, dans la région de Coquilhatville, des espèces suivantes : *Oubangia Laurentii* (De Wild), *Lophira procera* A. Chev (J. Léonard), *Scytotetalum Pierreanum* (De Wild) Van Tieghem et *Parinarium subcordatum*. Oliv.

LEBRUN fait de ce Copalier, l'espèce dominante avec des *Cynometra* et *Ouratea* dans les formations marécageuses situées entre la Lua et l'Ubangi.

Dans le domaine de l'I.R.S.A.C., situé sur la côte Sud-Est du Lac Tumba, *Guibourtia Demeusei* Harms fait partie de plusieurs facées végétaux. On le rencontre sur les rives rocheuses recouvertes d'une très faible couche de limon où il accompagne *Uapaca Heudelotti*, dans les embouchures des rivières, et, en peuplement pur, dans les forêts inondées mais toujours en des endroits qui sont périodiquement exondés. (R. BOUILLENNE, J. MOUREAU & P. DEUSE).

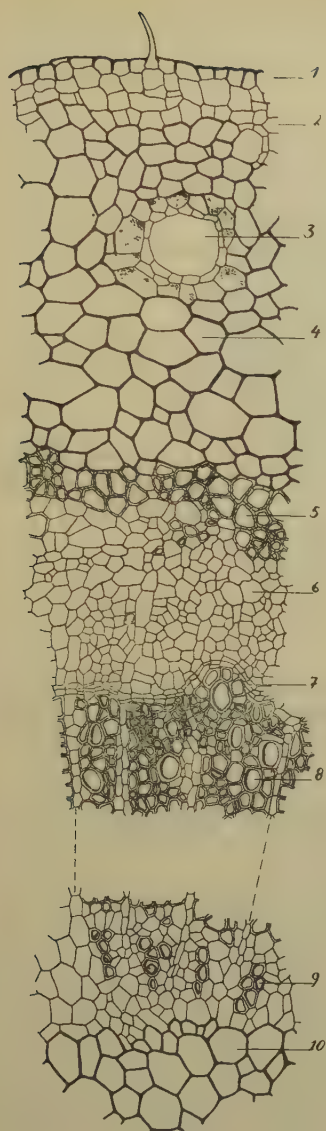
Le cycle annuel de floraison et fructification de cet arbre est étroitement lié au niveau des eaux du Lac Tumba. En effet, celui-ci présente deux crues annuelles qui se situent en avril-juin (petite crue) et en septembre-novembre (grande crue). La floraison de ce

copalier coïncide avec la petite crue et la dispersion des graines s'effectue au début de la grande crue.



Au mois de mai 1958, un copalier, situé en bordure du Lac, a présenté en plus d'une floraison normale dans la cime, deux grappes florales sur deux racines traçantes parfaitement lignifiées (diamètre 2,8 cm). Celles-ci ont poussé à quelques 75 cm de la base du fût,

Les cas de rejets végétatifs, à partir de racines, sont communs dans cette espèce. Ces pousses ont un port normal de jeunes plants ;



Dessin 1. — Coupe anatomique
au niveau A.

- 1 : épiderme.
- 2 : tissu en voie de subérification.
- 3 : lacune à copal entourée de cellules tannifères.
- 4 : parenchyme cortical.
- 5 : Sclérenchyme.
- 6 : Liber.
- 7 : Cambium.
- 8 : Bois secondaire.
- 9 : Bois primaire.
- 10 : Parenchyme médullaire.

tige ligneuse à rhytidome finement craquelé, feuilles nombreuses à 2 folioles falciformes et asymétriques. Les rejets atteignent parfois la taille d'un arbre adulte mais à notre connaissance, ils ne fleurissent qu'au moment où ils reçoivent suffisamment de lumière.

Dans le cas présent, les inflorescences ont bourgeonné sans donner naissance à une poussée végétative feuillue préalable. L'aspect de « Rhizophorie » est morphologiquement analogue à celui de la cauliflorie que l'on rencontre, entre autres, chez le Cacaoyer. La *photo n° 1* représente l'une de ces grappes florales.

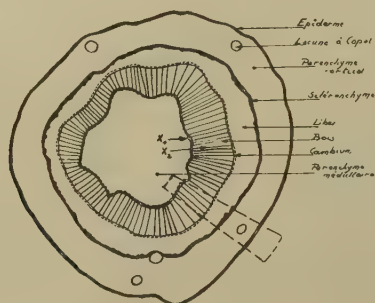


Schéma 1. — Coupe effectuée dans la hampe florale à deux centimètres de la jonction tige-racine. La structure anatomique est typiquement tigellaire.
 X_1 = xylème primaire ; X_2 = xylème secondaire.

Les coupes anatomiques transversales effectuées dans la hampe florale au niveau A, situé à 2 cm de la base du bourgeonnement, révèlent une structure tigellaire typique (schéma 1 et dessin 1). A partir de la périphérie, nous rencontrons successivement un épiderme cuticulisé (1), un tissu en voie de subérification (2), un parenchyme cortical (3) contenant des lacunes à oléorésine (4), une gaine fibreuse (5), une couche libérienne circulaire avec quelques fibres libériennes (6), le cambium (7), le bois secondaire (8) qui fait suite au xylème primaire à différenciation centrifuge (9), encore nettement visible et caractéristique par ses faisceaux spiralés, et enfin, un parenchyme médullaire (10) qui contient également quelques poches à copal.

A la jonction de l'inflorescence et de la racine (niveau C), la structure anatomique, en ce qui concerne les tissus périphériques est essentiellement la même qu'au niveau A ; mais l'arrangement des

tissus conducteurs est totalement différent (schéma 2). En plus des anneaux de xylème et phloème tigellaires, on remarque deux formations libéro-ligneuses disposées antipodiquement dans le parenchyme cortical et s'appuyant sur la couche libérienne de la tige.



Schéma 2. — La coupe effectuée dans la jonction tige-racine montre deux formations libéro-ligneuses provenant de la racine et s'épaulant sur les entités libéro-ligneuses de la tige.

Sub = Suber ; P. c. = parenchyme cortical ; Sel. = Scélérénchyme ; L. t. = Liber de la tige ; B. t. = Bois tigellaire ; P. m. = parenchyme médullaire ; B. R. = Bois de la racine ; L. R. = Phloème radiculaire.

Il est à noter également que la plupart des cellules ligneuses de ces formations ont été coupées obliquement indiquant une flexion vers le haut, du bois semblant venir de la racine.

Une telle observation demandait confirmation. Aussi avons-nous réalisé une succession de coupes longitudinales médianes dans la racine en prenant soin de passer à travers la jonction tige-racine et de coupes transversales au-dessus du niveau C.

La première série montre clairement (schéma 3) que : 1^o) le bourgeon floral s'est formé dans la racine à partir des tissus périphériques ; le noyau méristématique est, en effet, nettement visible au-dessus du cylindre ligneux de la racine et sans relations directes avec les faisceaux conducteurs.

2° une partie du bois secondaire radicaire s'infléchit brusquement pour pénétrer dans la hampe florale.

3° le phloème radicaire suit également le mouvement.

4° les formations libéro-ligneuses de la tige, situées au-dessus du noyau générateur sont nettement séparées des vaisseaux radiculaires.

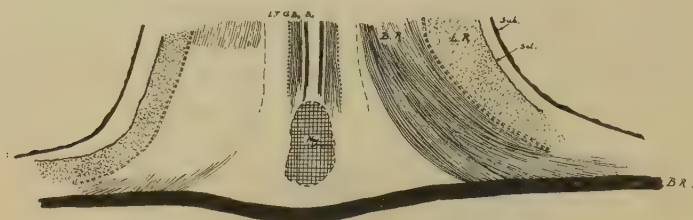


Schéma 3. — Une coupe longitudinale dans la jonction tige-racine montre nettement la séparation des deux systèmes ligneux tigellaires et radiculaires.

D'autre part, la seconde série de coupes effectuées dans l'inflorescence, montre que le bois radicaire se rapproche progressivement du bois tigellaire en passant à travers le liber de la tige sans qu'il y ait fusion de deux systèmes ligneux. Une coupe au niveau B (à 0,5 cm de la base) (dessin II₆) montre encore la présence de vaisseaux ligneux dans le phloème de la hampe florale. Ceux-ci ne

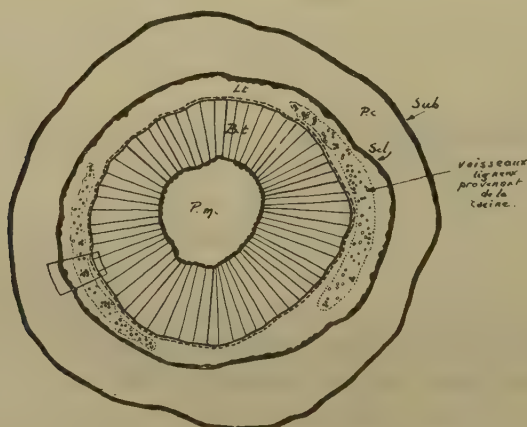


Schéma 4. — Coupe transversale à 0,5 cm de la jonction tige-racine. Quelques vaisseaux ligneux de la racine sont encore visibles dans le liber de la hampe florale. Ces vaisseaux restent tangentiels au bois de la tige.

peuvent être confondus avec les fibres libériennes car une plongée optique à l'intérieur des tissus permet de voir la structure annelée et ponctuée de ces vaisseaux. Les anneaux d'épaississement et les ponctuations sont d'ailleurs visibles dans les vaisseaux coupés obliquement. (Dessin II₆).



Dessin II₆. — Coupe anatomique dans le phloème de la hampe florale au niveau B. Les vaisseaux ligneux provenant de la racine sont parsemés dans le tissu libérien.

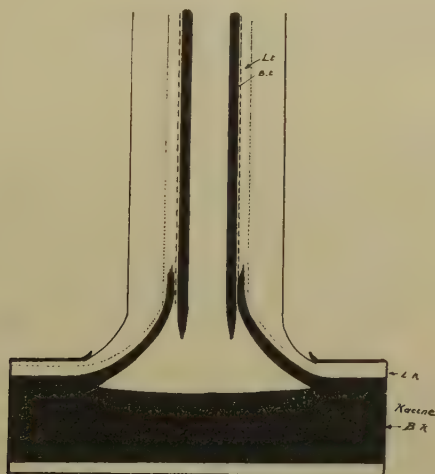


Schéma 5. — Parcours des 2 systèmes ligneux radiculaire et tigellaire.

Quant au liber radicaire, il semble se mêler insensiblement au liber propre de la tige florale.

Le schéma 5 représente le parcours des diverses formations.

Il apparaît donc clairement que les raccords libéro-ligneux entre la racine et la hampe florale sont du même type que les triades décrites par Gravis dans les connexions entre tige et racine.

RÉSUMÉ

1° Un copalier a présenté au cours de sa floraison normale (mai 1958) deux hampes florales sur des racines tracantes parfaitement lignifiées.

2° Les raccords entre les faisceaux libéro-ligneux de l'inflorescence et de la racine sont du type « Triade ».

BIBLIOGRAPHIE

R. BOUILLENNE, J. MOUREAU et P. DEUSE, *Esquisse écologique des faciès forestiers et marécageux des bords du Lac Tumba*, dans *Acad. Roy. Sc. Col. Belg.*, Mém. in 8°, Nouv. série, t. III, fasc. 1, (1955).

A. GRAVIS : cité par R. BOUILLENNE dans *Phytobiologie*. Éd. Masson et Cie, Paris, (1946).

LEBRUN cité par J. LÉONARD.

J. LÉONARD, *Etude Botanique des Copaliers du Congo belge*, dans *Publ. INEAC*, série scientifique, n° 45 (1950).

ADDENDUM.

Le nom de Carinta renaris, utilisé dans la présente note, est une combinaison inédite qui n'est pas publiée valablement.

En fait, il s'agit de l'espèce décrite par De Wildeman et Durand, en 1899, sous le nom de Geophila renaris mais, pour des raisons nomenclaturales, le nom générique Geophila D.Don devrait être remplacé par Carinta W.R. Wright (voir G.Taylor, in A.W. Exell, Suppl.Catal.Vascul.Pl.S.Tomé, p.217, 1956).

Tout récemment cependant (Taxon, 1960, III., p.88), ce nom Geophila D.Don vient d'être proposé pour conservation ; de telle sorte qu'il est licite de continuer à l'utiliser dans l'attente de la décision d'un prochain Congrès de Botanique.

Nous adoptons donc pour désigner notre plante la combinaison : Geophila renaris De Wild. et Dur., Ann.Musée Congo, I., fasc. 1, p. 29 (1899).

A PROPOS DU TROPISME DE LA TIGE DE CARINTA RENARIS

par RAYMOND BRONCHART, lic., Liège
chargé de mission IRSAC au centre scientifique de Mabali

Carinta renaris (Rubiaceae appelée anciennement *Geophila renaris* ~~*formis*~~) est une plante herbacée du sous-bois de la forêt Equatoriale (Congo belge). *De Wild et Ch. Du*

Dans les conditions naturelles, la tige de cette plante lorsqu'elle est adulte, croît horizontalement *sous terre* ; seuls apparaissent au-dessus du niveau du sol, les pétioles et les limbes foliaires.

Au cours d'une étude sur la physiologie de cette plante nous avons été amené à faire des mesures de la croissance de la tige. Pour plus de facilité, nous avons donc dégagé la tige pour l'amener en surface. Dans ces conditions, la région subterminale de la tige se mettait bientôt à croître de façon dissymétrique ; il se produisait ainsi une courbure par suite de laquelle le sommet de la tige était amené à s'enfouir sous la surface du sol. Ce phénomène se reproduisait régulièrement chaque fois que la région terminale de la tige se trouvait en surface ; une fois sous terre, le méristème se remettait à croître horizontalement à quelques cm (2-3 cm) sous le niveau du sol.

Tout se passait, donc, comme si, dans les conditions d'éclairement dissymétrique où la plante était placée expérimentalement, la tige s'incurvait de manière à se développer à l'abri de la lumière.

En vue de vérifier cette hypothèse, nous avons protégé la région terminale de la tige au moyen d'une cache constituée en l'occurrence par un tube d'acier scié en deux dans le sens de la longueur. Ces caches ont environ 10 cm de long et sont disposées de façon à abriter de l'action de la lumière les 5 cm terminaux de la tige. L'expérience, qui dure depuis bientôt 1 an, nous a montré que, dans ces conditions, la tige peut croître horizontalement à *la surface du sol*.

Cette première observation montre que le sommet de la tige de *Carinta renaris* est doué d'une forme de tropisme qui n'est pas du géotropisme (classiquement dénommé : diagétotropisme) mais bien du phototropisme négatif.

Une autre observation va nous permettre de préciser certaines modalités de la réaction phototropique de cette plante.

La germination de la graine de *Carinta renaris* est du type « épigé ». Le premier entrenœud ou épicotyle reste très court et n'est pas mesurable ; le deuxième entrenœud par contre s'allonge et alors même qu'il n'a encore que 1 à 2 mm de long on voit déjà que le sommet de la tige amorce une courbure qui va amener la tige à croître horizontalement. Dès ce moment (stade à 2 cotylédons et une paire de feuilles) la plante acquiert son port rampant, *mais la tige reste à la surface du sol*.

Ce n'est que lorsque la plante a atteint un certain âge (stade à 10 paires de feuilles environ) que sa tige se met à ramper souterrainement. Si, avant ce stade où le phototropisme de la tige devient nettement négatif, nous soustrayons le méristème à l'action de la lumière, la région subterminale de la tige amorce une courbure qui amène le méristème dans une position verticale.

La réaction phototropique du sommet de la tige de *Carinta renaris* est donc différente suivant le stade de développement considéré.

Cette observation nous a amené à nous poser cette question : que se passerait-il si nous protégeons de la lumière le sommet de la tige avant que la plante n'ait atteint son port rampant ?

L'expérience nous a montré que, dans ces conditions, la tige croît perpendiculairement au sol et continue cette croissance tout à fait inhabituelle tant que la région terminale de la tige est soustraite à l'action de la lumière.

Nous avons pu de cette façon obtenir des plantes ayant un port tout différent de celui de la plante poussant dans les conditions naturelles. Cette expérience démontre bien que le sommet de la tige de *Carinta renaris* est phototropique et non géotropique.

Enfin quelques observations préliminaires semblent bien montrer que la tige de *Carinta renaris* réagit non seulement à l'intensité de la lumière mais aussi, à la qualité de la lumière. Nous nous proposons d'étudier ce problème ultérieurement.



Photo 1

A gauche : jeune plantule de *Carinta renaris* se développant normalement à l'horizontale et en surface.
A droite : jeune plantule se développant verticalement. — La cache (tube à réaction noirci) a été soulevée pour laisser voir le méristème.



Photo 2

Rameau vertical obtenu en protégeant de la lumière un bourgeon latéral qui, normalement aurait donné une pousse horizontale.

RÉSUMÉ

Quelques observations faites au cours de la croissance de *Carinta renaris* nous ont montré que le sommet de la tige de cette plante réagit à l'action de la lumière ; cette plante est donc phototropique et non géotropique.

La réaction phototropique de la plante est différente suivant le stade de développement atteint par la plante ; elle est nettement négative lorsque la plante est adulte. (stade ayant plus de 10 paires de feuilles).

QUELQUES OBSERVATIONS DE BIOLOGIE VÉGÉTALE

par EMMA FRITSCHÉ

A) *Wistaria sinensis*

C'est une Légumineuse grimpante, originaire de Chine, très connue dans nos régions, comme plante d'ornement, par ses longues grappes pendantes à fleurs mauves.

Elle possède trois sortes de rameaux : les rameaux volubiles, les rameaux florifères, et les rameaux raides qui se dressent sur les supports, s'*insinuent* dans les fentes des rochers, des corniches, entre les ardoises et peuvent causer des dégâts aux toitures.

Les feuilles de la Glycine sont accompagnées de deux stipules caduques ; celles des rameaux insinuants ont en outre deux crampons qui persistent après la chute des feuilles.

Quelle est la valeur morphologique de ces crampons ?

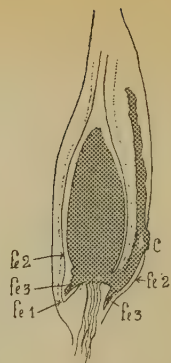
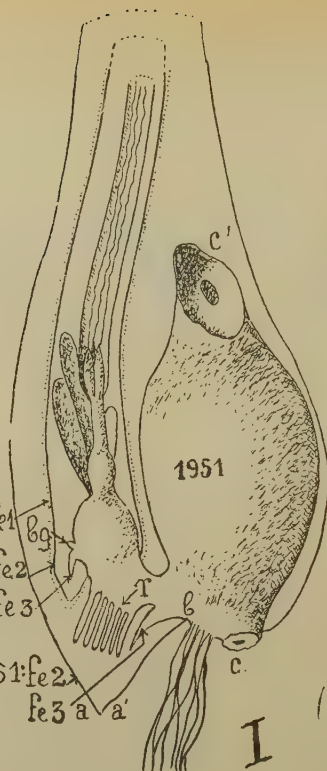
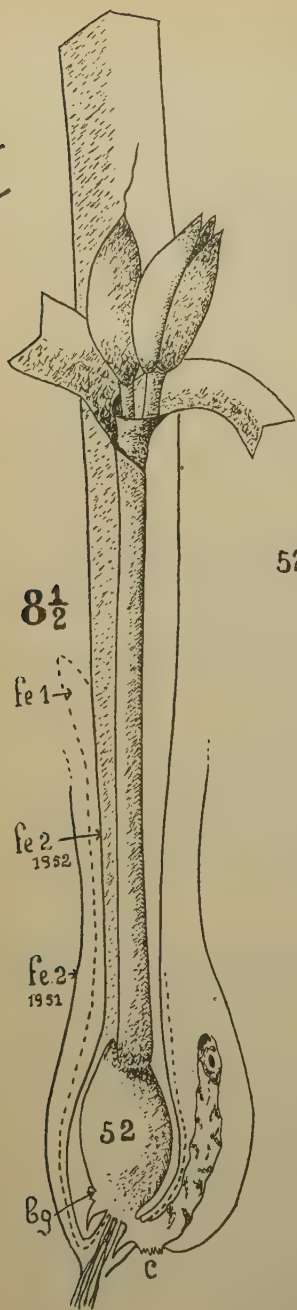
Une coupe longitudinale passant par l'un d'eux (fig. 1 : 4) montre que le faisceau libéro-ligneux qui descend de la stipule, fait un crochet qui détermine une protubérance, laquelle proémine au dehors sous forme de hernie.

Des coupes transversales en séries pratiquées dans la région nodale nous apprennent que les faisceaux stipulaires (st.) ne s'anastomosent pas dans leur parcours de l'entre-nœud sous-jacent. Ils se comportent d'ailleurs, sous ce rapport, comme les autres faisceaux stipulaires de la Glycine, dépourvus de crampons. Des coupes longitudinales optiques indiquent que les faisceaux stipulaires sont indépendants des faisceaux foliaires sur tout leur parcours.

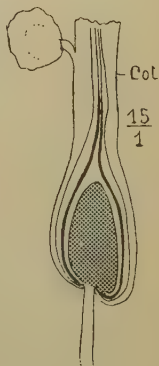
On retrouve ces mêmes caractères d'indépendance des faisceaux stipulaires, chez la Glycine, jusque dans les bractées.

On peut conclure de ces observations : que chaque crampon de la Glycine résulte d'un allongement exagéré du faisceau stipulaire par rapport au faisceau foliaire du même nœud :

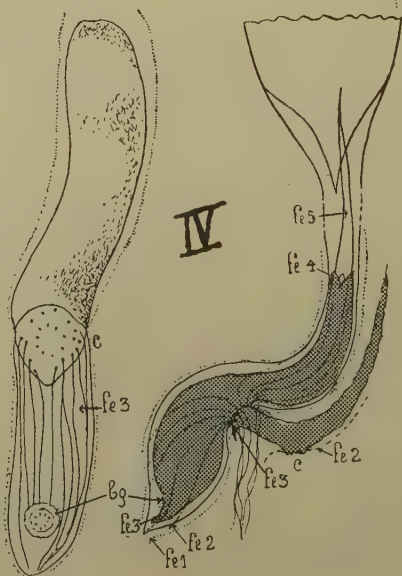
II



III



IV



2) que par l'isolement de leur faisceau respectif dans le parcours internodal, les stipules de la Glycine constituent un nouvel exemple de leur indépendance vis-à-vis des feuilles.

B. *Colchicum autumnale* L.

C'est une Liliacée dont les fleurs, mauves, apparaissent à l'automne, dans les prairies humides. Leur insertion se fait à la partie latérale d'un tubercule qui se trouve à une profondeur de 25 cm. (Les premières observations ont été réalisées en automne 1951) Le tubercule est enveloppé de feuilles écailleuses ; dans la fig. I les écailles sont enlevées et laissent voir l'ovaire (supère) qui occupe le sommet d'une tige ayant subi un commencement de tubérisation et dont la feuille 1 est très mince ; la feuille 2 deviendra l'écaille protectrice du tubercule 52 ; quant à la fe. 3, elle a la forme d'une écaille épaisse à géotropisme positif (fait exceptionnel) et présente dans son aisselle, le bourgeon de l'année 53.

Cette tige, qui se termine par une fleur (tige florifère), est elle-même située dans l'aisselle de l'écaille 3 du tubercule 51. Celui-ci se termine par une cicatrice provenant de la tige florifère nécrosée de l'année précédente ; une cicatrice inférieure c indique son point d'attache au tubercule précédent qui est disparu.

Dès les premières gelées, la partie exposée de la fleur disparaît. Seules les portions souterraines persistent ; la plante *semble* entrer dans une phase de repos hivernal. Mais au printemps suivant, on voit apparaître au-dessus du sol, trois feuilles rubanées très développées dont la base entoure le fruit (fig. II).

L'analyse des organes souterrains (à 25 cm de profondeur), nous apprend que le tubercule de 51 s'est vidé au profit de la base de la tige florifère, qui est devenue le tubercule de 52 (fig. II) La fe. 3 (écaille à géotropisme positif) possède dans son aisselle le bourgeon de remplacement pour 53. Ce bourgeon va se développer en une tige florifère à l'automne 52 et se tubériser pendant l'hiver 53.

Il n'existe donc jamais qu'un seul tubercule à la fois et qui donne naissance à un rameau latéral situé au même niveau. Il n'est donc pas nécessaire d'envisager un mode d'enfoncement des tubercules successifs dont l'ensemble constituerait un sympode s'ils étaient persistants.

Le mode de végétation de *Colchicum autumnale* est intéressant au point de vue physiologique parcequ'il subit deux périodes de

repos apparent : la période estivale qui prépare la floraison et la période hivernale qui prépare la fructification et pendant laquelle s'opère la tubérisation.

La *germination* s'effectue comme chez la plupart des Monocotylées. La tige principale (fig. III : 16) porte, outre la gaine cotylédonaire, deux gaines foliaires ; elle se tubérise mais n'est pas florifère ; il en est de même pendant les années successives (III : 21) au cours desquelles les tubercules, de plus en plus gros, s'enfoncent de plus en plus, jusqu'au moment où ils atteignent la profondeur de 25 cm.

Cet enfoncement s'opère d'une manière toute spéciale par le jeu de la feuille 3, à géotropisme positif. Les fig. IV : 19 et IV : 20 montrent que le bourgeon aissellaire est transposé vers le sommet de cette feuille ; il est entraîné, de ce fait, de plus en plus profondément et c'est lorsque le niveau de 25 cm est atteint, que la plante est adulte, c'est-à-dire capable de fleurir et de fructifier.

C'est la première fois qu'est signalé ce mode d'enfoncement tout particulier.

C) *Cuscuta europaea* L.

C'est une plante parasite qui vit sur *Urtica dioica* mais aussi sur Orpin, Chanvre, Trèfle etc.

Ses tiges, grêles, presque totalement dépourvues de chlorophylle, sont envahissantes, enchevêtrées, abondamment florifères. Elles sont très sensibles à la présence d'un support, autour duquel elles s'enroulent en spires sénestres. Au contact du support se forment les suçoirs qui s'enfoncent perpendiculairement dans le tige de l'Hôte. On donne le nom de haustorium à une spire avec ses suçoirs.

Nous avons donné le nom de *segment* à un haustorium suivi de la tige à laquelle il a donné naissance.

Les auteurs ont considéré les suçoirs comme étant des racines. Afin d'élucider cette question, nous avons pratiqué des coupes en séries passant par les suçoirs ; nous savons que ces coupes sont perpendiculaires à l'Ortie et longitudinales par rapport au suçoir ; l'une d'elles est donc médiane. Ayant repéré des suçoirs à des âges différents, le premier stade de formation est une ampoule de formation épidermique et dont les cellules superficielles s'allongent et prennent contact avec l'hôte. Leur pouvoir de résorption est tel qu'elles englobent les poils urticants.

Au deuxième stade, les cellules du suçoir s'enfoncent au travers de l'épiderme, du parenchyme cortical, jusque dans la région cambiale ; or, il n'y a aucune différenciation de tissu conducteur.

Au stade 3, les cellules suceuses se sont étalées au contact du bois secondaire de l'Ortie ; des trachéides se sont formées en direction *basipète*, ce qui est contraire au développement radical. Cet organe ne présente d'ailleurs ni coiffe, ni assise pilifère, et le raccordement à la stèle de l'Ortie ne s'est pas encore réalisé.

Parmi les *réactifs* que nous avons fait agir sur les haustoria de la Cuscuté, seul le glucose a donné des résultats apparents ils indiquent une hyperthrophie des suçoirs soumis à l'action du glucose, lequel a même provoqué la formation d'une zone cambiale active dans la tige haustoriale de la Cuscuté. Cependant les suçoirs n'ont pas subi de différenciation radicale.

De cette étude de la plante adulte nous concluons qu'elle est dépourvue de racines, qu'elle est indépendante du sol, que les substances nutritives sont transloquées à partir de l'hôte, en direction *basipète* dans le suçoir. *basifuge* dans la portion de tige qui lui fait suite.

Germination. L'embryon, incorporé dans un albumen, se développe en soulevant un couvercle qui correspond au micropyle. Il prend la direction géotropiquement positive. Sa région terminale est tubérisée, mais ne présente pas de caractère morphologique de racine. La coiffe est remplacée par une ventouse qui s'applique sur le sol et y adhère suffisamment pour servir de point d'appui au mince filament qui se développe en direction géotropiquement négative et qui résulte de l'allongement de la portion courbée.

Ce premier filament est doué d'un tropisme sous l'influence prépondérante d'un support au contact duquel il forme une première spire (haustorium). Ce phénomène est accompagné de la nécrose de la partie inférieure de la plantule qui, dès lors, n'a plus aucun contact avec le sol.

Cuscuta europaea est donc privée de racines dans toute la durée de son développement, elle est sans contact avec le sol, elle est presque totalement privée de chlorophylle, elle est sensible à la présence de glucose. Son comportement a suscité le problème de la recherche des pigments de floraison et de fructification.

Ces trois exemples démontrent l'importance de la morphologie dans l'orientation des recherches physiologiques.

IMPRIMERIE GEORGE MICHIELS, S. A., 6 RUE DE LA PAIX, LIÈGE

PRINTED IN BELGIUM

les conditions de vie très spéciales imposées aux végétaux par les biotopes tourbeux constituent un terrain d'étude à peine entamé.

De longue date, le naturaliste essaye de comprendre les phénomènes biologiques qui se déroulent au sein des tourbières; tout y paraît extraordinaire, incompréhensible et si différent de l'écologie propre à d'autres biotopes.

Tout d'abord, la formation même de la tourbe semble inconcevable quand on regarde ce qui se passe dans les sols minéraux, où les détritiques organiques disparaissent rapidement; dans les tourbières, ils s'accumulent jusqu'à constituer des dépôts très importants: la Tourbe.

Pourquoi en est-il ainsi? Nous ne sommes pas encore en mesure de le préciser d'une manière complète. Nous savons cependant qu'une réunion de facteurs climatiques, pédologiques, topographiques et biologiques entraînent la naissance et le développement des tourbières, mais le pourquoi des manifestations dont elles sont le siège ne nous est encore que partiellement accessible.

En tout premier lieu, l'absence d'une décomposition rapide et complète des détritiques organiques témoigne d'une microflore soit absente, soit peu active. Dans l'un comme dans l'autre cas, la question se pose de savoir pourquoi la microflore y est moins riche ou moins active. Une littérature abondante invoque diverses raisons dont les principales sont le manque d'aération, l'humidité très grande de la tourbe et surtout son acidité relativement forte.

D'une manière générale, la faible activité biologique globale des tourbes conduit à penser qu'il existe dans les sols tourbeux, indépendamment des conditions physico-chimiques très particulières, des facteurs qui empêcheraient et limiteraient la croissance des germes proliférant dans les sols normaux fertiles (minéraux) et qui freineraient même les activités propres de la microflore des biotopes tourbeux.

L'acidité, seul facteur longtemps invoqué, reste encore à l'heure actuelle, avec l'anaérobiose, la clé des problèmes de l'inhibition des fonctions microbiologiques dans les tourbes. L'influence de ces deux facteurs ne peut être mise en doute mais considérer qu'ils sont exclusifs quant aux constatations faites à propos de la biologie des tourbières reste à démontrer. De plus, ces assertions vis-à-vis du rôle de l'acidité et de l'anaérobiose sont peu étayées; très souvent, on reste à l'hypothèse au lieu d'apporter des preuves expérimentales solides.

Sur le plan microbiologique, il faut reconnaître que les tourbières sont très mal connues et que seules quelques études fragmentaires ont été publiées. De plus, les techniques qui y sont employées relèvent plus de la bactériologie générale que de la bactériologie des sols.

Rappelons qu'il faut attendre le XIX^{ème} siècle pour voir infirmer l'opinion courante suivant laquelle les tourbières sont des milieux abiotiques (BERSCH W.). Ce sont les travaux de GAFFKY, de BEGAK et, enfin, ceux de l'école de S. A. WAKSMAN qui ont rendu au facteur biologique toute son importance dans la vie des tourbières (Preuve de la présence d'une microflore organisée, numération des germes, démonstration de leur activité, etc.).

Cependant la question de la non décomposition des matières organiques, partant de la faible activité desmolytique des germes présents, demeurait entière et l'hypothèse de phénomènes d'inhibition s'est faite jour progressivement.

L'idée d'une action inhibitrice de la part des eaux des tourbières acides voire même d'une certaine toxicité est déjà ancienne.

Dès 1906, la littérature fait mention des travaux de TRANSEAU où l'on attribue aux basses températures et au manque d'aération de ces biotopes l'anatomie particulière des plantes qui y vivent, les difficultés que beaucoup d'espèces rencontrent pour s'y installer et la limitation du nombre de genres et espèces. A cette époque, l'acidité n'était pas considérée comme un facteur limitant ou sélectif.

En 1908, DACHNOWSKI publie un travail „The toxic property of bog water and bog soil“ où il démontre la présence de corps toxiques dans les eaux des tourbières et la tourbe. Celle toxicité feut être alténuée, voire même neuterliscé far divers traitements des eaux: aération, addition de CaCO_3 et filtration sur charbon adsorbant. DACHNOWSKI pense que la présence de corps toxiques dans l'eau des tourbières n'est pas nécessairement liée à leur haute acidité.

En 1919, RIGG et THOMPSON ont présenté un travail intéressant sur les propriétés colloïdales de l'eau des tourbières. Ils attribuent la toxicité de celles-ci à la présence de substances colloïdales dont ils démontrent d'ailleurs l'existence. Ils émettent l'idée que la décomposition anaérobie des sphaignes serait à l'origine de la toxicité des eaux.

Suivant ces considérations, il ressort que les eaux des tourbières et la tourbe ont une toxicité certaine vis-à-vis des plantes supérieures et inférieures. Certains pensent que toxicité et acidité sont deux facteurs distincts, d'autres que ces deux facteurs ne font qu'un.

A la suite de ces recherches, on reste pendant près de vingt ans sans trouver trace d'une étude concernant l'existence éventuelle de facteurs d'inhibition au sein des tourbières.

C'est à la suite d'un projet d'étude de l'origine de l'acidité des tourbières acides et du rôle de cette acidité dans la biologie des microorganismes que nous avons été conduit à consacrer pendant plusieurs années différentes recherches aux propriétés antibiotiques du biotope tourbeux.

Nous avons successivement recherché :

- a) la présence, dans la tourbe acide, de substances inhibitrices du développement de germes communs des sols minéraux.
- b) l'existence de propriétés antibiotiques chez certaines bactéries de la tourbe.
- c) l'existence d'antagonisme entre les microorganismes de la tourbe elle-même.

a) Présence de substances inhibitrices.

En ce qui concerne le point a, nous renvoyons aux études déjà publiées. Nous nous bornerons dans cette note à en rappeler les points essentiels, à savoir que :

- 1° les extraits éthers de tourbes acides renferment une ou plusieurs substances bactéricides vis-à-vis de *Sarcina lutea* (RAMAUT J. Quelques observations microbiologiques des tourbières acides du Trou Brouly; Soc. Roy. des Sc. de Liège, 1948 n° 2).

- 2° l'acidité en tant que telle ne peut répondre, à elle seule, des particularités microbiologiques de la tourbe (RAMAUT J. L. Quelques observations microbiologiques des tourbières acides du Trou Brouly; Soc. Roy. des Sc. de Liège, 1948 n° 2).

- 3° les extraits aqueux et alcooliques de tourbes acides renferment également des substances inhibitrices de la prolifération de *Sarcina lutea* (RAMAUT J. L. Contribution à l'étude du pouvoir inhibiteur des extraits aqueux et alcooliques de tourbe vis-à-vis d'un germe du sol Soc. Roy. des Sc. de Liège, 1953 n° 12 — POCHON J. et DE BARJAC H.).

b) Recherches des propriétés antagonistes chez des Bactéries isolées de la tourbe

Nous avons recherché l'action d'un ensemble de bactéries indigènes de la tourbe sur les germes tests suivants : *Bacillus subtilis*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Sarcina lutea*, *Escherichia coli* et *Micrococcus lyso-deikticus*.

Les bactéries que nous étudions ont été respectivement isolées :

- 1) de l'air des tourbières du Trou Brouly, non donné à une région de tourbières située au voisinage de l'auberge de la Baraque Michel dans les Hautes-Fagnes belges.
- 2) de la couche aqueuse existante au niveau du tapis végétal.
- 3) du *Sphagnum*.
- 4) des strates de tourbe comprises entre 0-5, 5-30 et 30-60 cm.

Les milieux de culture qui ont permis les isolements bactériens sont : un milieu albuminé (milieu pauvre où la croissance des germes est lente) de constitution — Glucose 1 gr. Albumine 1 gr. Mg. SO_4 , $7\text{H}_2\text{O}$, 0,2 gr. K_2HPO_4 , 0,5 gr. $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$, Traces Agar 20 gr. Eau distillée 1000 gr.; le milieu de Thornton et un milieu peptoné de constitution — Peptone 5 gr. Glucose 10 gr. Mg SO_4 $7\text{H}_2\text{O}$, 0,5 gr. K_2HPO_4 , 1 gr. Agar 20 gr. Eau distillée 1000 gr.

Le milieu sur lequel s'est effectuée la recherche d'une action antibiotique de la part des bactéries de la tourbe a été le Bouillon gélosé 1,5 % et la technique suivie dans cette expérience, celle des stries (Méthode dite des stries).

Toutes les bactéries isolées sont désignées par une lettre et un chiffre ; elles n'ont pas été déterminées pour la simple raison que l'étude des bactéries du sol en cultures pures est un travail assez rebutant et que leur classification est très souvent impossible.

Résultats

- 1) Les bactéries isolées de l'air et de la couche aqueuse ne manifestent aucune action antibiotique vis-à-vis des germes tests.
- 2) Un organisme *S. B. I. Coccobacille*, isolé du *Sphagnum* a montré par deux

fois une action vis-à-vis de tous les germes tests puis a brusquement perdu cette propriété.

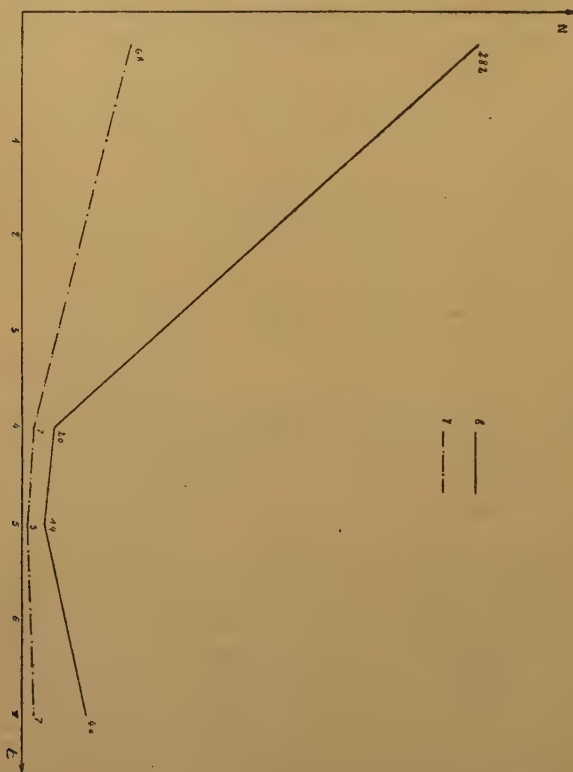
- 3) Les bactéries isolées de la strate 0—5 cm n'ont aucune action sauf l'organisme B₂, Coccus Gram — qui a une action bactériostatique vis-à-vis de M. lysodeikticus (inhibition de 13 à 30 mm. après 4 jours de croissance de B₂). L'activité de B₂ n'est pas due à la sécrétion de lysozyme.
- 4) Tous les germes isolés des strates 5—30 et 30—60 sont dépourvus d'activité dans nos conditions expérimentales.

Ces résultats sont peu encourageants mais il serait prématuré de conclure sur ces premières expériences. Des investigations beaucoup plus vastes doivent être entreprises d'une manière systématique.

Nos tentatives pour démontrer une action antimicrobienne chez les organismes que nous avons isolés de la tourbe ne nous ont fourni qu'une seule bactérie active sur M. lysodeikticus.

Nous nous sommes alors tourné vers les antagonismes réciproques qui pourraient exister entre les germes du milieu.

Diagramme 1



c) Antagonismes entre germes de la tourbe—Actions réciproques

Dans la lutte pour l'existence, il est évident que certains genres, certaines espèces, manifestent une puissance de développement, de multiplication au détriment des genres moins résistants mais cependant viables dans les conditions du milieu.

Aborder ce problème est en somme rechercher l'inhibition éventuelle que certains organismes peuvent montrer vis-à-vis des activités biologiques de leurs congénères et en conséquence expliquer dans une certaine mesure la lenteur de décomposition des détritux végétaux.

Nous avons examiné ce problème en suivant l'évolution de cultures mixtes, en milieu liquide, de groupes de deux bactéries isolées de la tourbe.

Technique: Nous disposons d'une série de tubes contenant 3 cc d'eau de tourbière stérile (pH. 4.6). Nous prélevons, d'une dilution de bactérie en eau distillée stérile, une goutte au moyen d'une pipette Pasteur et nous l'incorporons aux 3 cc d'eau de tourbière.

Diagramme 2.



Nous répétons la même opération avec une autre bactérie et l'ajoutons au même tube. Nous avons ainsi réalisé un ensemencement mixte. Signalons que les cultures utilisées pour l'ensemencement sont de même âge.

Après ensemencement, nous prélevons une goutte de la culture mixte, faisons un frottis et numérons microscopiquement; les deux espèces sont numérées dans dix champs microscopiques.

Cette technique qui donne de bons résultats n'est cependant applicable qu'à des paires d'organismes faciles à distinguer par le seul examen au microscope.

Pour ce travail, nous avons choisi successivement 1 Coccus n° 8, Bacillus n° 9, 1 Bacterium n° 7, 1 Coccus n° 3 et 1 Coccus n° 4.

Résultats :

1) Ensemencement mixte 8-7 (Diagramme I).

Au départ, on compte 8 : 282

7 : 68 soit 4 Cocci pour 1 Bacterium

Après 4 jours

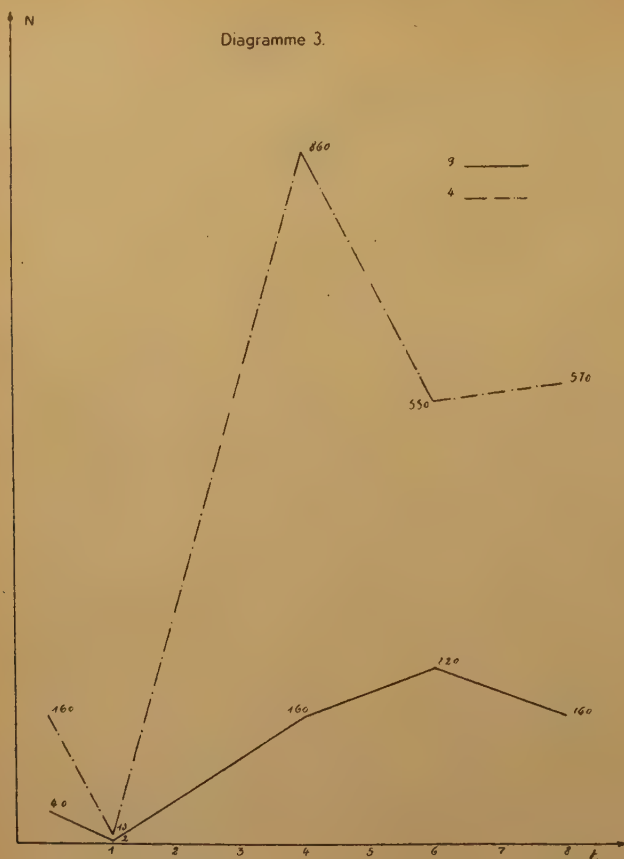
8 : 20

7 : 7 soit 3 Cocci pour 1 Bacterium

Après 5 jours

8 : 14

7 : 3 soit 5 Cocci pour 1 Bacterium



Après 7 jours

8 : 40

7 : 7 soit 6 Cocci pour 1 Bacterium

2) Ensemencement mixte 8-9 (Diagramme 2).

Au départ, on compte 8 : 49

9 : 9 soit 6 Cocci pour 1 Bacillus

Après 4 jours

8 : 14

9 : 1 soit 14 Cocci pour 1 Bacillus

Après 5 jours

8 : 16

9 : 1 soit 6 Cocci pour 1 Bacillus

Après 7 jours

8 : 40

9 : 2 soit 20 Cocci pour 1 Bacillus

Ensemencement mixte 9—4 (Diagramme 3).

Au départ, on compte 9 : 40

4 : 160 soit 4 Cocci pour 1 Bacillus

Après 1 jour

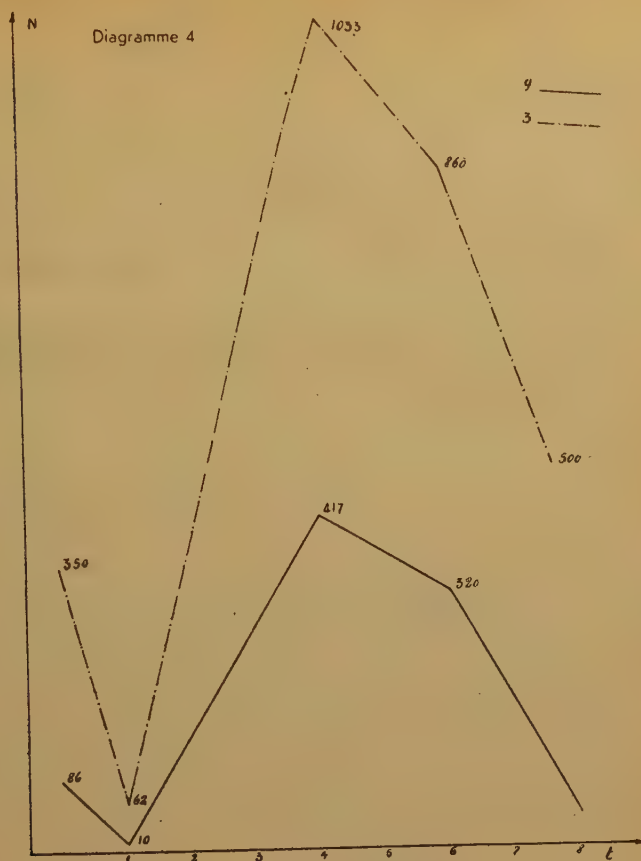
9 : 2

4 : 13 soit 6 Cocci pour 1 Bacillus

Après 4 jours

9 : 160

4 : 860 soit 5 Cocci pour 1 Bacillus



Après 6 jours

9 : 220

4 : 550 soit 2,5 Cocci pour 1 Bacillus

Après 8 jours

9 : 160

4 : 570 soit 3,5 Cocci pour 1 Bacillus

4) Ensemencement mixte 9—3 (Diagramme 4).

Au départ, on compte 9 : 86

3 : 350

soit 4 Cocci pour 1 Bacillus

Après 1 jour

9 : 10

3 : 61 soit 6 Cocci pour 1 Bacillus

Après 4 jours

9 : 417

3 : 10 soit 1033 soit 2 Cocci pour 1 Bacillus

Après 6 jours

9 : 320

3 : 860 soit 2,6 Cocci pour 1 Bacillus

Après 8 jours

9 : 40

3 : 500 soit 12,5 Cocci pour 1 Bacillus

En conclusion de ces premiers essais, on constate que des antagonismes nettement marqués existent parmi la microflore des tourbières. Cet antagonisme se marque d'une manière particulièrement nette dans les cas 2 et 3 et apparaît aussi dans les cas 1 et 4. On peut admettre que ces actions réciproques expliquent, dans une certaine mesure, la faible activité de certains germes présents.

Discussion

L'ensemble des expériences relatées indique d'une manière évidente que les tourbières acides renferment à la fois des facteurs biologiques et chimiques inhibiteurs de la croissance bactérienne. Ce sont, d'une part, des substances résultant de la formation et de la dégradation progressive de la tourbe et d'autre part des substances élaborées par la microflore indigène : ajoutons y comme facteur biologique, les phénomènes d'antagonisme entre les germes du milieu.

Dans l'un comme dans l'autre cas, il n'existe aucun travail qui précise la nature chimique des ces inhibiteurs et il est à penser que la complexité chimique du matériel tourbeux n'est pas encore sur le point de se livrer aux chercheurs qui souhaitent la disséquer.

Il convient cependant d'attirer l'attention sur un fait souvent négligé dans les études chimiques ou microbiologiques des tourbes, à savoir que leur formation est principalement l'oeuvre de diverses espèces de *Sphagnum*.

Pour quelle raison ne chercherait-on pas dans cette mousse l'explication de nombreuses constatations faites à propos de la tourbe et ne pourrait-on concevoir que certaines substances inhibitrices soient élaborées par le métabolisme des *Sphagnum*?

Le problème de l'origine de l'acidité de ces biotopes, qui a soulevé de nombreuses controverses et qui était toujours envisagé en partant de la tourbe, est apparu beaucoup plus clairement quand on a établi une relation de cause à effet entre *Sphagnum* et tourbe (RAMAUT J. L. Etude de l'origine de l'acidité naturelle des tourbières acides de la Baraque Michel ; Académie Roy. de Belgique, Classe des Sciences, 5ème Série, Tome XLI, 1955. — Extraction et purification de l'un des produits responsables de l'acidité des eaux des hautes tourbières et secrété par *Sphagnum*).

On sait maintenant que cette acidité a pour origine principale l'activité métabolique des diverses espèces de *Sphagnum* à laquelle, si l'on en croit certains auteurs (KURZ H.), il conviendrait d'ajouter l'activité des autres mousses du milieu.

Du point de vue substances inhibitrices et biologie des *Sphagnum*, peu de documentation ; personnellement, nous avons trop peu de résultats pour pouvoir établir des conclusions de portée générale mais nous tenons cependant à mentionner quelques faits expérimentaux observés.

Nous avons recherché si dans les extraits aqueux de *Sphagnum recurvum* L. on pouvait mettre en évidence la présence de substances inhibitrices du développement de *Sarcinalutea* (elles existent dans les extraits aqueux de tourbe).

A 8 cc de bouillon stérile, nous avons ajouté 1 cc d'une suspension de *S. lutea* et 1 cc d'une solution à 20 % d'extrait sec total de *S. recurvum*.

Connaissant le nombre de germes par cc au départ, nous avons réalisé une nouvelle numération après 24 heures de culture à 37° C.

	Témoin	Extrait
Temps 0.	18×10 ⁵ /cc 16×10 ⁵ /cc	18×10 ⁵ /cc 16×10 ⁵ /cc
Temps 24 h.	80×10 ⁵ 7×10 ⁶	2×10 ⁵ 14×10 ⁴

Il existe donc dans les extraits aqueux de *S. recurvum* des inhibiteurs du développement de *Sarcinalutea*. On ne peut invoquer ici l'acidité du milieu car le pH. est voisin de 6.6—6.8.

Cette expérience confirme ce que nous pensions déjà à propos du problème de l'acidité, à savoir que de nombreuses questions qui intéressent les tourbières acides doivent être abordées par *Sphagnum*.

L'étude approfondie de l'écologie, de la physiologie et de la biochimie de *Sphagnum* permettra, à notre avis, d'entrevoir une connaissance plus grande et plus précise des phénomènes si curieux des biotopes tourbeux.

Laboratoires de Morphologie, Physiologie et
Bactériologie de l'Université de Liège.

S/AD

Adresse de l'Auteur: Université de Liège, Institut de Morphologie Végétale, rue Fusch, 3.



Bibliographie:

1. BEGAK, D. A., Quantitative determination of Bacteria in a highmoor peat, *Pedology*, 21, 64—75, 1926.
2. BERSCH, W., *Handbuch der Moorkultur*, Ed. 2. W. Frick, Wien u. Leipzig, cité dans WAKSMAN, Peat of New Jersey, 1942.
3. DACHNOWSKI, A., The toxic property of Bog water and Bog soil, *The Botanical Gazette*, August 1908, Vol. XLVI, N° 2.
4. DE BARJAC, H., *Essai d'interprétation bactériocécologique des sols tourbeux acides*. Thèse de Doctorat Université de Paris, Paris 1955.
5. GAFFKY, Über antiseptische Eigenschaften des in der Esmarchschen Klinik als Verbandmittel benutzten Torfmulls. *Arch. Chirurg.* 28, 495—507, 1882.
6. KURZ, H., Influence of *Sphagnum* and other Mosses on Borg reactions, *Ecology*, January 1928, Vol. 9.
7. POCHON, J. et DE BARJAC, H., Action inhibitrice des extraits aqueux de tourbe sur la croissance des germes du sol, *Ann. Inst. Pasteur*, 1952, 82 (2), 196—199.
8. RAMAUT, J. L., Quelques observations microbiologiques des tourbières acides du Trou Bouly, *Soc. Roy. Sc. Liège*, 1948, N° 2.
9. RAMAUT, J. L., Contribution à l'étude du pouvoir inhibiteur des extraits aqueux et alcooliques de tourbe vis-à-vis d'un germe du sol, *Soc. Roy. Sc. Liège*, 1953, N° 12.
10. RAMAUT, J. L., Etude de l'origine de l'acidité naturelle des tourbières acides de la Baraque Michel, *Académie Roy. Belgique, Classe des Sciences*, 5ème série, Tome XLI, 1955.
11. RAMAUT, J. L., Extraction et purification de l'un des produits responsables de l'acidité des eaux des hautes tourbières et sécrété par *Sphagnum*. *Idem*.
12. RIGG et THOMPSON, Colloidal properties of Bog water, *The Botanical Gazette*, 1919, Vol. LXVIII.
13. STÖBER, O., „Die Moorfübel“ (Linz 1958).
14. TRANSEAU, E. N., Bogs of the Huron River Valley, *The Botanical Gazette*, January 1906, Vol. XLI, N° 1.
15. WAKSMAN, S. A., Peat of New-Yersey, *Geologic Serie part A*, 1942.

Resümee

Dr. J. RAMAUT, Liège:

Der Torf und seine antibiotischen Eigenschaften

Der hier veröffentlichten Arbeit gehen bereits grundlegende Untersuchungen voraus, welche sich auf die Frage beziehen, ob im Moor entwicklungshemmende Substanzen vorhanden sind, welche gleiche Keimgruppen in Mineralböden hemmen. In diesen Arbeiten konnte gezeigt werden, daß

1. die ätherischen Extrakte der säurehaltigen Torfe enthalten eine oder mehrere bakterientötende Substanzen gegenüber *Sarcina lutea*;
2. der Säure allein solche mikrobiologische Fähigkeiten nicht zugeschrieben werden können;
3. die wässerigen und alkoholischen Extrakte der säurehaltigen Torfe ebenfalls Substanzen enthalten, welche die Entwicklung von *Sarcina lutea* hemmen.

Die vorliegenden Untersuchungen beziehen sich auf das Moor der Gegend „Trou Brouly“. Es zeigte sich, daß

1. die aus dem Moor isolierten Keime zeigen keine eindeutigen Hemmerscheinungen bei den untersuchten Testkeimen: *Bac. subtilis*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Sarcina lutea*, *Escheria coli* und *Micrococcus lysodeikticus*;
2. hingegen bestehen zwischen manchen Keimen des Moores antagonistische Wirkungen, die sich in deutlichen Hemmungsbildern ausdrücken;
3. Extrakte von *Sphagnum Recurvum* L. zeigen eine deutliche Hemmwirkung auf *Sarcina lutea*.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sind vor allem für das Verständnis mancher Stoffwechselvorgänge im Moor als auch für die Komponenten der Säurebildung im Moor von Bedeutung.





Im
„LÄNDERVERLAG“

Linz-Wien-Frankfurt a. M. ist bisher folgende Fachliteratur erschienen:

- Univ.-Prof. Dr. J. Amreich (Wien),
Dozent Dr. W. Richter: „Die Anwendungsmöglichkeiten der Moorbehandlung in der Frauenheilkunde.“
- (Rezension): „Moorbehandlung in der Gynäkologie.“
- Dozent Dr. G. Ceria (Torino): „Die Wirkung von Moor in Form von Umschlägen an der Gingiva (Moor-Pack) in der Behandlung der Parodontitis marginalis.“
- Univ.-Prof. Dr. St. Greif (Graz): „Interne klinische Anwendung des Neydhartinger Moores.“
- Univ.-Prof. Dr. Otto Härtel: „Biologischer Moortest.“
- Dr. Hauri (†) und M. Schibli (Zürich): „Schweizerisches Nachschlagewerk für die Dosierung der Neydhartinger Moorprodukte für Kliniken, Ärzte, Apotheken und Drogerien.“
- Dr. M. Havlik (Wien): „Die Bedeutung des Moores in der Frauenheilkunde.“
- Prof. Dr. H. Heidler (Wien): „Balneotherapie der Frauenkrankheiten.“
- Univ.-Professor Dr. W. Holzer, Dozent Dr. G. Grinschgl, Dr. F. Richling (Graz), (Rezension): „Untersuchungen über die oberflächenartige Wirkung von Moorschwebstoffen.“
- Univ.-Prof. Dr. W. Holzer und Dr. G. Knorr (Graz): „Zur Moorthérapie.“
- Chefarzt Dr. F. Hube (Bad Lauterberg, Harz): „Neydhartinger Moor-Therapie in Verbindung mit moderner Diätetik.“
- Hofrat Primarius Dr. I. Kallus (Klagenfurt): „Ulcus ventriculi et duodeni, Gastritis, Duodenitis, Behandlung mit Neydhartinger Moor-Trinkkur“ I.
- „Ulcus ventriculi et duodeni, Gastritis, Duodenitis, Behandlung mit Neydhartinger Moor-Trinkkur“ II.
- (Rezension): „Ulcus ventriculi et duodeni, Gastritis, Duodenitis, Behandlung mit Neydhartinger Moor-Trinkkur.“
- Primarius Dr. V. Klare (Wien): „Moor und Schwebstoff in der modernen physikalischen Wiederherstellungsmethodik.“
- „Moorschwebstoffbäder — eine neue Behandlungsmöglichkeit im Rahmen der Spitals- und Heimpflege.“
- Dozent Dr. M. Kostner, Dr. P. Silbert (Wien): „Heilmoorbehandlung bei Tieren.“
- Hofrat Professor Dr. J. Kowarschik (Wien): „Über die Heilwirkung des Moores.“
- „Aktuelle Forschungsprobleme auf dem Gebiete der Balneologie, im besonderen der Moorforschung.“
- „Die chemotherapeutische Wirkung des Moores.“
- (Rezension): „In welches Heilbad?“
- (Rezension): „Kritische Betrachtungen über die Heilwirkung der Moorbäder.“
- „Moor ist nicht gleich Moor.“
- Reg.-Rat Dipl.-Ing. O. Kraemer (München): „Mikrobiologie der Moore.“
- Chefarzt Dr. H. Lachmann (Neydharting): „Was ist eine Moor-Trinkkur?“
- „Die Bedeutung der organischen Verbindungen im Moor.“
- „Untersuchungen über die Fähigkeiten des Moores, Säuren zu binden.“
- Dr. E. Lechleitner (Bad Neydharting): „Moor-Streptomyceten und Moor-Ganzheitstherapie.“
- Univ.-Prof. Dr. T. Luccherini (Rom): „Ambulatorische Moorthérapie.“
- Dr. A. Pesce (Genova): „Medicus curat, natura sanat.“

Primarius Dr. R. Pekarek: „Wissenswertes über die Behandlung mit Moorschwebstoff.“

Dr. H. Peyer (Breslau), (Rezensi-
on): „Moor oder Moor-Ersatz?“

Univ.-Prof. Dr. A. Pischinger (Graz-
Marburg/Lahn): „Neue Betrachtungen
zur Aufklärung der Moormwirkung.“

Kurarzt Dr. W. Rilling (Bad Neydhar-
ting): „Ärztliche Mitteilungen über
objektive Heilerfolge.“

— (Rezensi-
on): „Neydhartinger Moor-
schwebstoff — eine neue Möglichkeit
der Moorthherapie.“

— „Moorthherapie in Bad Neydharting.“

Dozent Dr. E. Schauenstein (Graz):
„UV-Spektrum als Hilfsmittel zur Un-
tersuchung von Heilmoor.“

Univ.-Prof. Dr. E. Schliephake
(Gießen), Dr. R. Snets (Würzburg):
„Moorthherapie.“
— (Rezensi-
on): „Moorthherapie.“

Primarius Dr. H. Scholz (Wien): „Moor-
schwebstoffbäder im ambulanten Be-
trieb.“

Dr. R. Schuller und Chefarzt Doktor
H. Weskott (Landstuhl): (Rezen-
sion): „Über die Wirkung von Moor-
bädern und Moorbadekuren auf Herz,
Kreislauf und Nervensystem bei Herz-
und Kreislaufesunden und -kranken.“

Otto Stöber, Begründer des Österrei-
chischen Moorforschungs-Institutes
(Neydharting): „Wie entstand der
Schwebstoff — wer erfand den Schweb-
stoff?“
— „Heilung durch Moor.“

Hofrat Dr. J. Taub (Linz): „Mundbäder,
ein neues Balneotherapeutikum.“

Facharzt Dr. H. Weitgasser (Graz):
„Moorpackungen in der Behandlung
der Akne vulgaris.“

Univ.-Prof. DDr. F. Zaribnitzky:
„Der Einfluß von Moorschwebstoff
,Neydharting' auf Kristallisationsvor-
gänge.“

SCHRIFTENREIHE DES ÖSTER- REICHISCHEN MOORFORSCHUNGS- INSTITUTES

Herausgeber:

Otto Stöber

Band I: Dr. W. Benade: „Die Mi-
krobiologie der Moore.“

Band II: Otto Stöber: „Moorbrei
oder Moorschwebstoff?“

Band III: Dr. H. Lachmann, Dr. E.
Lechleitner: „Zur elek-
trophoretischen und chroma-
tographischen Trennung der
löslichen Moorinhaltsstoffe.“

Band IV: Otto Stöber, Dr. E. Oper-
schal: „Der IV. Moorför-
schungskongreß in Lindau.“

Band V: Otto Stöber, Dr. E. Oper-
schal: „Quinta Essentia und
Moorbukett.“

Band VI: Otto Stöber: „Eine kleine
Moorfibel.“

Band VII: Otto Stöber: „Die Neyd-
hartinger Trinkkur.“

Band VIII: Otto Stöber: „Moortermi-
nologie.“

Band IX: Das „Baderbüchl“ des Para-
celsus. (Eingeleitet von Otto
Stöber.)

Band X: Otto Stöber: „Die Moor-
fibel.“

Band XI: Dr. E. Operschal,
R. Lehr: Bericht über den
V. Internationalen Moorkon-
greß.

Band XII: *Otto Stöber* Moor-Lexikon. Be-
arbeitet von Dr. A. Dieck
(i. V.).

Band XIII: Dr. A. Dieck — Otto Stö-
ber: „Moor-Bibliographie“
(i. V.)

In jeder Buchhandlung erhältlich.



Copyright by „Länderverlag“, Austria

Druck: J. Wimmer Druck- und Verlagsgesellschaft m. b. H., Linz, Promenade 23

Où en est la question de la Protection de la Nature en Belgique et dans le Monde ?

par **RAYMOND BOUILLENNE**,
Directeur de la Classe.

Il y a 54 ans, dans les mêmes circonstances qu'aujourd'hui, un directeur de la Classe, Léon FREDERICQ, a exposé une remarquable étude sur la flore et la faune du Plateau de la Baraque Michel. Il m'a paru intéressant de rappeler ce discours et de tirer de la comparaison avec la situation actuelle de cette région le sujet de mon allocution. En décembre 1904, Léon FREDERICQ avait mis l'accent sur l'intérêt de la présence d'espèces arctiques-alpines de plantes et d'animaux dont les caractéristiques biogéographiques sont très particulières et qui se trouvaient alors dans les conditions naturelles quasiment primitives des Hautes-Fagnes de Belgique.

Ce document original et précis, témoignant de l'état du territoire à ce moment, nous donne la mesure des altérations qu'il a subies en 50 ans malgré les protestations qui se sont manifestées de toutes parts.

Aujourd'hui, la destruction systématique des faciès naturels de cette région est pratiquement accomplie : sur 10.000 hectares, il en reste encore 100 environ, dans lesquels la végétation est phytosociologiquement intacte.

Pendant ce long laps de temps, l'opinion publique belge s'est progressivement intéressée à la protection des sites. La Commission Royale des Monuments s'est agrandie en 1912 de la section des Sites. Des sociétés nombreuses, désintéressées et actives se sont constituées et sont intervenues dans la lutte contre l'altération généralisée des paysages et des biotopes, pour le maintien

de certains terroirs non altérés à des fins scientifiques, pédagogiques, esthétiques ou touristiques. Il en est même qui ont réussi à rassembler des capitaux privés et ont procédé à l'achat de terrains pour les soustraire à toute destruction.

C'est en 1957 seulement que fut installé officiellement un Conseil Supérieur des Réserves naturelles, au sein du Ministère de l'Agriculture, afin de conseiller l'Administration des Eaux et Forêts dans la gestion conservatoire de deux zones, délimitées l'une dans les Hautes-Fagnes et l'autre au Littoral.

Il a fallu longtemps pour que le vœu publié en 1905 par A. DIDIER de constituer un Parc National dans les Hautes-Fagnes reçoive un commencement d'exécution.

Et pourtant, les réalisations des Belges dans leurs territoires d'Outre Mer sont dignes de tous les éloges. L'Institut des Parcs Nationaux du Congo belge a construit une œuvre que l'étranger considère comme exemplaire sur le chemin difficile de la Protection de la Nature.

* * *

En vérité, l'idée qu'il faut protéger la Nature est récente. Ce n'est qu'au cours du dernier siècle que l'on a pris conscience de l'ampleur des phénomènes de dégradation qui se produisent dans le monde et de la nécessité d'intervenir pour y parer.

Cependant, PLATON déjà, il y a 2.400 ans, avait décrit l'érosion des montagnes de l'Attique et la ruine des villages et des fermes. Il avait pensé que c'était la déforestation produite par l'homme qui en était la cause. Mais c'est seulement, depuis peu d'années, qu'un mouvement cohérent s'est dessiné dans divers pays en faveur de réglementations qui auraient pour but de freiner certaines ruptures d'équilibres naturels, de conserver intacts des faciès biogéographiques intéressants et de constituer en réserves de vastes territoires afin de les utiliser comme volant stabilisateur dans les transformations qui se produisent souvent.

Beaucoup de nos contemporains n'ont pas encore aperçu la nécessité d'une action concertée. Les inquiétudes des naturalistes qui étudient les êtres vivants et le milieu dans lequel ceux-ci sont appelés à vivre, ne trouvent encore aujourd'hui qu'une faible audience.

Beaucoup ignorent les données du problème, ils ne se rendent pas compte qu'il s'agit d'une question fondamentale pour notre époque et que de sa solution heureuse ou de son échec, dépend l'avenir de notre civilisation.

La Protection de la Nature est liée, d'un côté, aux questions qui se débattent sur le plan des entreprises économiques et qui concernent l'exploitation des ressources naturelles ; mais d'un autre côté, elle s'inquiète de la sauvegarde des espèces vivantes, du maintien sans altération de complexes biogéographiques ; elle touche à la défense des paysages beaux et pittoresques ; en somme, elle se présente sous des aspects divers au fond desquels on aperçoit toujours le même jeu fluctuant et instable des équilibres naturels.

* * *

Sur cette planète, la vie est confinée dans une zone étroite : la Biosphère, constituée par la partie de l'atmosphère dont l'air est respirable et par une mince pellicule de terre arable dans laquelle les plantes sont fixées et sur laquelle vivent les animaux et les hommes. C'est aussi dans cette biosphère que se trouvent les eaux marines, que coulent les rivières, que soufflent les vents et que se succèdent les saisons. Les éléments de la nature, lumière, atmosphère, eaux, sols, végétaux, animaux et hommes y sont liés les uns aux autres par des relations très strictes : toute modification de l'un des constituants détermine des répercussions en cascade, sur les autres. Au cours des millénaires, des équilibres se sont constitués ; parfois ils ont été rompus plus ou moins profondément. A l'heure actuelle, apparaît une chaîne de déséquilibres résultant de l'extension des populations humaines et de la puissance extraordinairement accrue des moyens techniques que certaines d'entre elles, tout au moins, sont parvenues à se créer. En peu de siècles, la vitesse est impressionnante avec laquelle des phénomènes d'altération se produisent. Il ne semble pas, présentement, qu'il soit possible d'en arrêter partout l'évolution régressive.

Les exemples sont nombreux ; les uns montrent des processus de destruction qui se font sentir largement à l'échelle de la terre ; les autres sont localisés. Mais partout ce qui touche à la végé-

tation a des répercussions sur le sol, sur la circulation des eaux et, par place, sur le climat. Ce qui touche au sol, aux eaux et aux climats modifie, par un choc en retour, les conditions de vie des animaux, le standing des populations humaines, le rendement des cultures, etc.

Il n'est pas à démontrer, mais il est nécessaire de rappeler que c'est du règne végétal et du règne animal que nous tirons strictement notre subsistance et, en dernière analyse puisque toute chair est herbe, que c'est la matière organique synthétisée par les plantes qui constitue la base de notre alimentation. Nous dépendons de la merveilleuse et multiple petite usine que constitue chaque feuille verte. Elle seule a le pouvoir de photosynthétiser, à basse température, avec la lumière, le gaz carbonique de l'air, l'eau, la chlorophylle et le protoplasme des cellules végétales, les sucres qui réalisent le passage de la matière minérale à la matière organique et si les plantes terrestres ou marines cessaient de remplir cette fonction, il n'y aurait plus ni sucre, ni viande, ni huile, ni coton, ni lin, ni caoutchouc, ni papier... et toute vie s'arrêterait à la surface de la terre. Le délai serait de l'ordre de quelques mois malgré l'importance de certains stocks de vivres localement accumulés.

Ce sont donc les phénomènes biochimiques des synthèses végétales ainsi que les équilibres du milieu dans lequel les plantes les réalisent, qui déterminent le potentiel mondial de vie. C'est grâce à leurs activités dans des milieux écologiques appropriés que se constituent les bases de l'alimentation de l'homme et que sont déposées au cours des temps les réserves d'énergie nécessaires à ses industries. Jusqu'à présent, les problèmes des ressources en énergie (pétrole, charbon, bois), et les problèmes de l'alimentation humaine sont rattachés aux problèmes des équilibres existant entre les divers éléments de la Biosphère dont l'homme fait inéluctablement partie, qu'il le veuille ou non.

* * *

Peut-être, l'homme montre-t-il une certaine réticence à accepter sa place dans la nature et déclare-t-il que la puissance de son génie, l'ampleur de ses réalisations techniques et l'abon-

dance de ses populations le placent loin au-dessus du cadre naturel. Cependant, il perd de vue que les organismes utilisés pour sa subsistance proviennent non pas de son esprit mais d'un habitat qui est commun à ces êtres et à lui-même.

Évidemment, on peut affirmer qu'il est devenu un maître incontesté et que, par son intelligence et par sa masse, il est l'élément biologique dominant de la planète. Mais, on ne peut oublier que ce dernier né d'une innombrable série évolutive d'êtres vivants vient seulement, et depuis peu, de marquer son emprise sur la nature ; car si son apparition remonte à environ un million d'années, la plus vieille civilisation, qu'elle soit chinoise, indienne ou égyptienne n'a pas 30.000 ans et n'est appréciable que depuis 7 à 10.000 ans.

L'homme a donc vécu pendant les 99 centièmes de son existence par petits groupes dispersés, luttant contre les éléments, menacés autant par la brutalité de la vie sauvage que par les ravages des maladies et des épidémies, faisant partie incontestablement de la jungle.

C'est seulement dans le court espace de temps équivalant au dernier centième de sa présence sur terre qu'il a découvert les moyens de se défendre : il s'est multiplié, il a précisé ses connaissances. Par la science et la technique il a apporté un sort enviable aux générations grandissantes. Il s'est dégagé de la jungle et s'est imposé.

D'une part, sa multiplication est extraordinaire. Les chiffres que l'on peut recueillir sont impressionnants. Évaluée à une vingtaine de millions, 5.000 ans avant notre ère, la population du globe était devenue au 17^{me} siècle environ 700 millions. Puis, dans une croissance presque explosive, au cours des 3 derniers siècles et en l'espace de six générations, elle est passée à 2 milliards et demi.

D'autre part, la conquête et l'exploitation des ressources naturelles ont été très rapides. Rien n'arrête l'homme dans ses réalisations progressivement audacieuses. Il perce des montagnes, édifie des barrages, jette des ponts suspendus au dessus des bras de mer, détourne le cours des fleuves, conquiert la maîtrise de l'air et libère des énergies nucléaires presque impensables. Il

abat les forêts denses et impénétrables et élargit immensément les surfaces de ses cultures.

Mais pourra-t-il jamais échapper à sa nature d'être vivant, soumis comme les autres êtres aux impératifs biologiques de l'alimentation et par conséquent pourra-t-il échapper, aux conditions du milieu dans lesquelles la végétation construit les matières organiques nécessaires ?

Dans les pays encore provisoirement pléthoriques comme la Belgique, la question de nourriture ne s'impose guère à l'attention du public si ce n'est pour équilibrer médicalement un régime ou pour analyser une recette culinaire à moins que cette question ne pénètre dans les problèmes des marchés, des moyens de transports et des aspects sociaux qui concernent le pouvoir d'achat.

Dans ces pays, la plus grande partie des produits alimentaires proviennent de l'étranger où les populations sont moins abondantes et disposent d'un excédent. Mais il est une constatation que l'on ne peut éluder, quand on examine la situation : au total, il n'y a pas assez de nourriture pour le nombre actuel des vivants et si l'on constate qu'un tiers de la population mondiale (située en lieux favorables : Europe, certaines régions d'Amérique, etc...) se nourrit normalement, ce $1/3$ consomme à lui seul, les trois quarts des récoltes obtenues sur l'ensemble de la terre. La conclusion est que les $2/3$ du genre humain ne mangent pas à leur faim et elle s'aggrave chaque jour par la naissance de 80.000 bouches nouvelles à nourrir.

Devant cette inflation démographique, l'insuffisance mondiale des productions agricoles est évidente. A raison de rations individuelles de 2.500 Cal. par jour, le globe aujourd'hui pourrait nourrir tout juste 4 milliards d'habitants. En l'an 2.000, il portera 6 milliards. L'on comprend l'urgence avec laquelle des organisations nationales et internationales dont la F. A. O., organisation pour la nourriture et l'alimentation, se préoccupent de chercher un remède.

D'aucuns préconisent le défrichement et la mise en valeur de nouveaux territoires, d'autres poussent à l'application des résultats des recherches des laboratoires qui ont dans les domaines de la Physiologie des plantes, de la Sélection, de l'Agronomie, de la Phytopharmacie réalisés des progrès sensibles.

S'il est possible de fonder de sérieux espoirs d'amélioration dans l'utilisation des engrais, dans la sélection et dans l'application judicieuse des lois de la croissance végétale, dans des conditions de sol et de climats appropriés, il faut se méfier du succès strictement temporaire qu'apporterait le défrichement de régions forestières qui ont gardé, jusqu'ici leur caractère primitif.

Mais, malgré l'extrême nécessité où l'on se trouve d'accroître les productions agricoles, l'on ne peut étendre indéfiniment la surface des terres cultivées. La raison en est que déjà des cultures ont remplacé les faciès naturels sur des territoires si nombreux et si vastes, qu'il reste peu de nature vierge et que la réduction au delà d'une certaine limite de la surface occupée par les forêts s'est montrée lourde de conséquences. Elle détermine des ruptures dans les équilibres naturels stabilisés parmi les faciès forestiers : irrégularité des rivières, inondations, sécheresse, érosion, baisse des nappes aquifères, altération des sols, tempête de poussières, changements de climats... etc.

Les besoins à satisfaire, l'intérêt immédiat, les préoccupations égoïstes, l'imprévoyance, l'ignorance ont amené l'homme à devoir subir de tels fléaux. Il en est responsable et voici comment cela se produit généralement.

Dans presque toutes les parties du monde le défrichement progressif pour la conquête d'humus vierges n'a pas eu de frein, sauf dans la prudente Europe, où l'agriculture est fixée depuis longtemps et où les conséquences de certains déséquilibres ont été peu à peu neutralisées. Ailleurs, on peut voir les cultures abandonnées lorsque le sol devient improductif. Alors apparaissent des groupements de plantes herbacées utilisées généralement comme pâture. Les besoins de l'économie pastorale exigent l'intervention du feu pour maintenir non boisés les espaces à graminées. Le feu provoque la disparition d'un grand nombre d'espèces utiles et laisse la place à un petit nombre de plantes pyrophytes souvent peu propres aux herbages. La couverture végétale se désagrège, surtout comme c'est le cas bien souvent, lorsqu'il y a un pâturage excessif. Le sol mis à nu subit de profondes modifications dans sa composition et sa structure. Ce n'est pas l'endroit de dire comment il se désagrège, comment il perd ses

colloïdes et devient dans beaucoup de cas de la poussière ou bien est arraché par l'érosion.

L'on assiste ainsi par une chaîne régressive, lente autrefois, rapide aujourd'hui, à la dégradation des groupements végétaux, sur sol désorganisé et stérilisé, sous des climats évoluant vers l'aridité. L'influence de ces climats rebondit fâcheusement sur les zones de forêts voisines et sur les cultures.

La décadence du règne végétal à la surface du globe peut se mesurer du haut d'un avion au cours de longs vols transcontinentaux. Un observateur averti s'étonne d'apercevoir tant d'espaces sans forêts, de steppes désertiques, de brousses à tous les degrés de dénudation. D'une manière générale, cette situation est l'aboutissement d'interactions dans lesquelles l'homme est invariablement intervenu par le défrichement, la culture, la pâture et le feu.

C'est ainsi que sont anéanties les conditions de milieu nécessaires à la culture des plantes ! que les moyens d'alimentation de l'homme deviennent précaires !

C'est ainsi que l'on peut dire qu'entre la famine et lui, il y a 0,20 à 0,30 cm de terre, de cette terre précieuse où se trouve mélangé, aux produits de désagrégation des roches, l'humus qui provient de la décomposition des êtres morts, particulièrement des végétaux, ayant vécu à la surface de cette terre fragile qui exige 1.000 ans pour constituer une épaisseur de 2 à 3 cm.

Aussi le naturaliste n'est pas surpris de constater que les archéologues découvrent les restes d'anciennes populations très denses et prospères, précisément dans ces zones où prévalent aujourd'hui les conditions semi-arides ou désertiques. Comme les causes actuelles évidentes à nos yeux ont dû jouer autrefois, peut-être avec plus de lenteur, il n'est pas nécessaire de se demander pourquoi ces civilisations ont disparu, pourquoi les champs qu'elles entretenaient ont été abandonnés.

On pourrait citer de nombreux exemples de ces faits : l'Égypte, qui n'habite plus que la Vallée du Nil, tout comme la Chine qui s'accroche au long des vallées du fleuve Bleu et du fleuve Jaune, couvraient autrefois de leurs vastes champs des espaces aujourd'hui déserts ; la Cyrénaïque qui, sous la Rome impériale, portait les fameux Jardins de Bérénice ; le désert de Lybie où l'on trouve

les ruines de grandes villes comme Thysdrus (El Djem) dont l'amphithéâtre pouvait contenir 60.000 personnes, le Sahara, où l'explorateur français Aug. CHEVALIER a retrouvé sous les épaisses couches de sable des indications de forêts denses qui, il n'y a pas 2.000 ans colonisaient une région aujourd'hui synonyme de sécheresse, soif, aridité... et la liste n'est pas close, l'Arabie, Babylone, le Thibet etc...

La leçon du passé est très nette : Nous ne pouvons impunément étendre l'exploitation de la nature, opérer le défrichement des forêts, agrandir les cultures industrielles ou vivrières sans déclancher des ruptures d'équilibre d'où résultent sur le globe : décadence de civilisations, migration de populations, disparition de la couverture végétale, appauvrissement de la faune, érosion, désertification, révolutions...

Nous sommes sur la pente d'une évolution irréversible qui peut se chiffrer avec précision dans le cas de la réduction des sols cultivables. On estime que la superficie des terres cultivables a diminué de 20 % depuis un siècle.

Par son intelligence, l'homme sera peut-être capable d'arrêter la destruction de son propre habitat ; mais il faudra qu'il parvienne, à temps, à s'imposer, consciemment, des sacrifices immédiats.

* * *

Il est curieux de constater que les premières tentatives de protection de la Nature ont été inspirées par des raisons d'ordre esthétique. Par exemple, en 1872, le pionnier américain sous le charme des paysages nouveaux qu'il découvrait dans le Far-West a désiré en perpétuer le spectacle sous la forme des Parcs Nationaux dont le premier fut le Yellowstone... ; de même les artistes, les touristes, le public en somme réagissait contre l'uniformisation des lieux d'existence et cherchait un délassement dans des paysages revivifiants... ou bien il s'acharnait à épargner, au visage de son pays, une trop rapide banalisation.

Plus tard, les naturalistes se sont émus de la substitution progressive des formations naturelles par les établissements humains, qu'ils soient agricoles, industriels ou résidentiels.

Mais aujourd'hui, ce sont les biologistes qui ont aperçu les problèmes posés par l'évolution régressive des équilibres naturels.

Ils considèrent que la Protection de la Nature constitue la toile de fond devant laquelle se confrontent, outre les entreprises des affaires économiques, des travaux publics et de l'urbanisme, celles de la production des matières alimentaires indispensables et en définitive celles de la stabilité de l'habitat humain.

En vérité, l'homme d'aujourd'hui en est arrivé à un tel degré de maîtrise qu'il dérègle les lois de la Nature et apporte à ses descendants la perspective de famines généralisées de telle sorte que la Protection de la nature n'est plus seulement un problème d'esthétique, d'altruisme ou de sciences, mais bien une question de conservation des ressources naturelles et une nécessité économique et sociale, dans le cadre humain, à l'échelle du monde.

OBSERVATIONS MICROCLIMATIQUES EN 1956 AU BORD DU LAC TUMBA

par J. MOUREAU

*Dr. Sc., Chef du Centre IRSAC de Mabali
Maître de Conférences à l'Université de Liège*

Résumé. — Des observations échelonnées sur une période d'un an permettent de définir les caractéristiques microclimatiques de différents faciès végétaux colonisant les rives du Lac Tumba dans la Province Équatoriale du Congo belge (près de Bikoro).

Il apparaît que les microclimats d'*ésobé* sont assez nettement différenciés de ceux des biotopes forestiers. Les « *ésobé* » sont des sortes de savanes à végétations ouvertes, incluses dans les forêts ; l'origine de ces *ésobé* est encore aujourd'hui controversée et les causes qui déterminent la localisation, dans un même climat global de ces deux faciès voisins-forestier et *ésobé*, sont à rechercher attentivement.

En ce qui concerne les microclimats d'*ésobé*, nous avons observé qu'ils présentent par rapport aux microclimats forestiers, diverses caractéristiques importantes, c'est-à-dire :

- 1^o des températures diurnes de l'air et du sol très élevées ;
- 2^o des températures nocturnes de l'air nettement basses ;
- 3^o des écarts entre températures diurnes et nocturnes de l'air et du sol considérables ;
- 4^o des déficits de saturation diurnes importants et des écarts entre déficits diurne et nocturne très marqués ;
- 5^o Une pluviosité nettement moindre que dans la forêt.

Des différences se marquent même dans l'allure des variations de certains de ces facteurs au cours de l'année.

Dans une note publiée en 1955 avec la collaboration de R. BOUILLENNE et de P. DEUSE, nous avons décrit sommairement les principaux aspects sous lesquels se présente le tapis végétal des bords du lac Tumba. Ces aspects font partie de deux grandes formations : les formations de terre ferme et les formations hygromorphes. Chacune de ces grandes subdivisions comprend des associations forestières et des associations herbeuses qui sont en corrélations directes avec des conditions édaphiques particulières : forêts de

terre ferme et ésobé à *Hyparrhenia* établis sur sols sableux ocrés, forêts hygromorphes et ésobé tourbeux établis sur un sol constitué par une tourbe décomposée, acide, reposant sur une couche d'argile imperméable et drainée plus ou moins efficacement par une mince couche intercalaire de sable blanc.

Nous avons attiré l'attention sur le rôle primordial que paraissent jouer dans la répartition des faciès végétaux, les variations annuelles du plan d'eau et le drainage auquel ces sols sont ainsi soumis périodiquement.

Il nous a paru intéressant de vérifier si, à ces conditions locales particulières, correspondaient des caractéristiques microclimatiques spéciales.

Nous avons dans ce but établi des stations d'observation au sein des principaux faciès végétaux : Sous-bois de forêt de terre ferme, clairière artificielle en forêt de terre ferme sur les rives du lac, ésobé à *Hyparrhenia* et ésobé tourbeux. Des difficultés d'ordre matériel ont retardé l'établissement d'une station analogue en forêt marécageuse mais cette lacune est actuellement comblée. Toutes ces stations se situent à l'intérieur d'un cercle dont le rayon ne dépasse pas 1 km. Les stations établies en ésobé tourbeux et en clairière forestière sont à la même altitude, les deux autres sont à une altitude supérieure de 8 mètres environ.

Nous nous proposons d'exposer ici les résultats de nos premières observations dans les quatre stations au cours d'un premier cycle de saisons. Nous avons envisagé la température de l'air, de jour et de nuit ; la température du sol de jour et de nuit (à 10 cm de profondeur) ; le déficit de saturation moyen journalier ; le déficit de saturation moyen correspondant au milieu de la journée (heures chaudes) ; l'eau tombée pendant chaque dizaine de jours.

Nous nous plaçons au point de vue de l'écologiste, pour lequel l'examen des extrêmes de fluctuations est plus riche en enseignement que l'étude des moyennes générales. En effet, comme WENT l'a montré, les réactions des plantes dépendent beaucoup plus des variations extrêmes des facteurs du milieu que des moyennes annuelles de ces facteurs.

Nous avons donc groupé nos observations de manière à faire ressortir ces extrêmes. Cependant, les maximums ou les minimums n'ont d'action sur les plantes que pour autant qu'ils se maintiennent pendant un temps suffisamment long. Toutes les plantes peuvent subir sans dommage, par exemple, des températures relativement

élevées ou relativement basses pendant un temps très court mais réagiront à des maximums ou des minimums moins élevés si ceux-ci agissent pendant un temps assez long. C'est pourquoi nous avons groupé les données recueillies pour chacun des facteurs envisagés, en *moyennes des heures chaudes du jour* (entre 10 h et 16 h) et *moyennes nocturnes*.

Les tableaux I, II, III et IV donnent les moyennes ainsi calculées par dix jours, pour chacune des 4 stations d'observations. Les graphiques illustrent les variations de ces moyennes pendant la période considérée. Les tableaux V à VIII, groupent les moyennes journalières correspondant à chacune des saisons.

TEMPÉRATURE DE L'AIR

I. — Température Diurne.

Les moyennes journalières de la température de l'air, pendant les heures chaudes, sont nettement *plus élevées* dans les « ésobé » que dans la clairière forestière et surtout que dans le sous-bois.

Leurs variations au cours de l'année sont parallèles. Elles sont plus accentuées dans les trois biotopes dégagés que dans le sous-bois forestier.

Ces températures sont plus élevées entre décembre et mai qu'entre juin et novembre dans tous les biotopes ouverts. Dans ces biotopes le minimum se maintient de juillet à août (grande saison sèche). Par contre, en sous-bois forestier, bien que les variations soient faibles, la période la moins chaude se situe entre octobre et décembre (grande saison des pluies).

II. — Températures nocturnes.

Les moyennes journalières des températures nocturnes sont nettement *moins élevées* dans les ésobé sec et tourbeux que dans la clairière forestière et dans le sous-bois forestier.

Les variations au cours de l'année ne sont pas parallèles dans tous les biotopes.

Les températures nocturnes sont généralement plus élevées d'octobre à mars, que d'avril à septembre, mais alors que le minimum se situe en juillet et août (grande saison sèche), dans les ésobé, la température se maintient constante d'avril à septembre en sous-bois forestier et s'élève temporairement en juillet et août dans la clairière artificielle.

III. — Écarts.

Ainsi, les écarts entre les températures diurnes et nocturnes sont plus élevés dans les biotopes naturels, de février à septembre qu'ils ne le sont d'octobre à janvier.

Par contre, dans la clairière artificielle, c'est de janvier à juin que les écarts sont le plus importants et de juillet à décembre qu'ils sont le plus faibles.

L'amplitude de ces écarts est nettement plus grande dans les ésobé (7.59-8.94 et 6.71-7.99) que dans la clairière forestière (4.77-6.67) et surtout dans le sous-bois forestier où elle est de 4.15-5.27. (Voir Tableau V).

TEMPÉRATURE DU SOL (à 10 cm sous la surface)

Les variations des températures du sol sont assez nettement parallèles à celles de la température de l'air dans tous les biotopes.

Elles sont très faibles en sous-bois forestier, plus marquées en clairière forestière et assez accentuées dans les ésobés.

I. — Température diurne.

Les températures diurnes sont nettement plus élevées dans les stations dégagées qu'en sous-bois forestier (26.19° à 29.64° en ésobé tourbeux, 27.5° à 31.3° en ésobé sec, 26.6° à 29.2° en clairière artificielle et 23° à 25° en sous-bois forestier). Il arrive en ésobé sec et en clairière forestière qu'elles soient égales ou légèrement supérieures à la température de l'air entre juillet et octobre. (Tabl. I à IV.)

C'est dans les ésobé qu'on enregistre les températures les plus élevées :

dans l'ésobé sec	de février à avril
dans l'ésobé tourbeux	de février à avril
dans la clairière forestière	de février à avril
dans le sous-bois forestier	de mars à juin.

Les températures les moins élevées sont enregistrées

dans l'ésobé sec	en juillet et août
dans l'ésobé tourbeux	en juillet et août
dans la clairière forestière	en juin et en décembre-janvier
dans le sous-bois	entre octobre et janvier

Ces variations sont peu marquées en clairière forestière et à peine sensibles en sous-bois forestier.

Dans les ésobé, les températures diurnes sont donc le plus élevées pendant la petite saison sèche et le *moins élevées* pendant la *grande saison sèche*.

En clairière forestière, les températures le moins élevées s'observent au début de la grande saison sèche et au cours de la petite saison sèche.

En sous-bois forestier, les températures le moins élevées sont enregistrées pendant la *grande saison des pluies* et la *petite saison sèche*.

II. — Températures nocturnes.

Comme les températures diurnes, les températures nocturnes sont plus élevées dans les stations dégagées que dans le sous-bois forestier et leurs variations au cours de l'année y sont plus accentuées (23° à 26.9° en ésobé humide, 23.9 à 29.5 en ésobé sec, 25° à 27° en clairière forestière et 23° à 24,5° en sous-bois forestier. (Voir Tabl. I à IV.)

Les températures les plus élevées sont enregistrées

en ésobé sec	entre septembre et mars
en ésobé tourbeux	entre septembre et mars
en clairière forestière	entre septembre et mai
en sous-bois forestier	entre septembre et mai.

Les températures les moins élevées sont enregistrées

en ésobé sec	de juin à août
en ésobé tourbeux	de juillet à septembre
en clairière forestière	de juillet à août
en sous-bois forestier	de juin à août.

Les variations de la température nocturne au cours de l'année sont donc parallèles, dans tous les biotopes étudiés. Elles ne diffèrent que par leur amplitude.

III. Écarts.

Températures diurnes et nocturnes subissent annuellement des variations dont l'allure est inversée. A une période à maximums diurnes correspond une période à minimums nocturnes. Les écarts sont maximum pendant la petite saison des pluies et minimum

pendant la petite saison sèche en ésobé sec, maximum pendant la petite saison sèche et minimum pendant la grande saison des pluies en sous-bois forestier et en ésobé tourbeux.

En clairière forestière, bien que les différences soient peu marquées, ils sont maximum en grande saison sèche et minimum en petite saison sèche.

DÉFICIT DE SATURATION

(en mm de Hg)

La moyenne journalière du déficit de saturation est nettement plus élevée dans les ésobé et la clairière forestière que dans le sous-bois forestier : 5.60 à 5.99 en ésobé sec ; 5.27 à 6.40 en ésobé tourbeux ; 5.10 à 6.25 en clairière forestière et 2.42 à 3.13 en sous-bois forestier. Les variations au cours de l'année sont relativement faibles mais plus marquées dans les ésobé que dans la clairière et dans le sous-bois. Le déficit de saturation nocturne est le même dans tous les biotopes étudiés. Il est voisin de 1 m/m Hg.

Dans les stations dégagées (ésobé sec, ésobé tourbeux et clairière forestière) on peut distinguer une période à déficit relativement faible qui s'étend d'avril à septembre et une période à déficit plus élevé qui va d'octobre à mars. Dans ces trois cas, le déficit de saturation maximum est enregistré pendant la *petite saison sèche*.

En sous-bois forestier, ce facteur est à peu près constant, mais passe par un *maximum* qui se maintient de la fin juillet à la fin septembre (c'est-à-dire à la *fin de la grande saison sèche et au début de la grande saison des pluies*).

Si l'on compare entre elles les moyennes de déficit de saturation du milieu du jour, les différences énumérées plus haut s'accusent (8.99 à 10.67 m/m Hg en ésobé sec, 8.42 à 10.45 en ésobé tourbeux, 7.34 à 9.35 en clairière forestière et 3.88 à 4.92 en sous-bois forestier).

Les écarts entre la moyenne des heures chaudes de la journée et celle de la nuit sont de 7 à 9 m/m Hg en ésobé, de 6 à 8 m/m Hg en clairière forestière et de 2 à 4 m/m Hg en sous-bois forestier.

Par dizaines de jours		Température air		Température sol		Déficit saturation		Eau tombée m/m
		Jour	Nuit	Jour	Nuit	Moy.	Mil. jour	
Janvier	1	29.65	19.48	26.72	24.24	5.78	10.17	29.8
	2	28.83	18.85	26.38	24.05	5.64	10.24	7.2
	3	28.05	19.97	26.19	24.23	4.79	8.28	83.5
Février	1	29.68	19.67	27.41	24.31	6.19	10.51	77.3
	2	30.77	20.25	29.17	25.34	6.63	11.33	85.8
	3	29.11	20.52	28.09	24.76	5.38	9.36	1.1
Mars	1	29.94	20.58	28.26	25.09	5.76	9.26	18.1
	2	29.59	20.72	28.57	25.13	5.77	9.60	30.5
	3	30.79	20.75	29.64	24.97	6.51	11.38	2.5
Avril	1	30.88	20.70	28.61	25.31	6.97	12.01	31.—
	2	28.65	21.31	28.87	25.56	4.59	7.72	30.—
	3	29.77	21.32	28.55	25.16	5.81	9.63	20.6
Mai	1	29.48	20.28	29.07	24.84	5.77	9.36	20.9
	2	30.02	20.67	28.68	25.—	5.66	9.66	41.4
	3	29.41	20.16	27.72	24.72	5.69	9.29	41.2
Juin	1	29.13	20.36	28.17	24.85	5.18	9.05	13.9
	2	28.36	20.50	27.92	24.27	4.76	7.45	38.—
	3	28.84	20.27	27.18	23.99	5.66	9.05	11.—
Juillet	1	27.52	19.66	26.90	23.68	5.09	7.83	—
	2	27.36	29.28	26.60	23.42	4.86	7.83	—
	3	27.72	20.30	26.84	23.04	5.09	7.70	—
Août	1	28.59	19.08	27.42	23.08	5.78	9.40	8.5
	2	27.88	19.72	26.63	23.05	5.91	9.18	0.3
	3	27.89	20.34	27.38	23.89	5.29	8.21	38.9
Septembre	1	27.78	19.10	26.83	23.96	4.48	7.43	22.4
	2	29.08	19.30	27.37	24.13	5.24	9.17	83.7
	3	29.58	19.03	27.76	24.37	6.35	10.27	41.2
Octobre	1	27.57	20.38	27.70	25.53	5.05	7.65	96.5
	2	28.43	20.54	27.89	25.85	5.52	8.22	73.7
	3	28.65	20.81	27.85	26.05	5.40	8.24	59.4
Novembre	1	28.66	21.75	28.06	25.92	5.—	7.28	68.4
	2	27.94	21.45	27.02	25.49	4.59	6.56	22.9
	3	29.60	22.—	28.64	26.—	7.—	10.36	24.3
Décembre	1	28.10	21.18	27.86	24.62	5.74	8.87	10.2
	2	28.18	21.22	27.03	25.33	5.38	8.47	34.9
	3	29.36	21.47	27.72	25.06	5.96	9.60	70.2
Janvier	1	28.45	21.45	27.12	25.23	5.41	9.09	52.6
	2	29.74	21.11	27.52	25.04	7.26	12.16	105.4
	3	28.01	21.59	27.13	25.18	5.41	8.40	15.1
Février	1	30.31	21.48	27.94	25.21	7.14	12.14	11.5
	2	30.77	22.70	28.60	26.39	6.83	11.37	56.1
	3	30.48	22.74	28.55	26.94	7.—	11.50	0.7
Mars	1	28.65	21.57	27.11	25.19	4.98	7.62	122.3
	2	30.73	22.35	28.04	26.43	7.60	12.15	86.—
	3	27.74	22.17	27.40	26.10	4.48	7.15	21.6

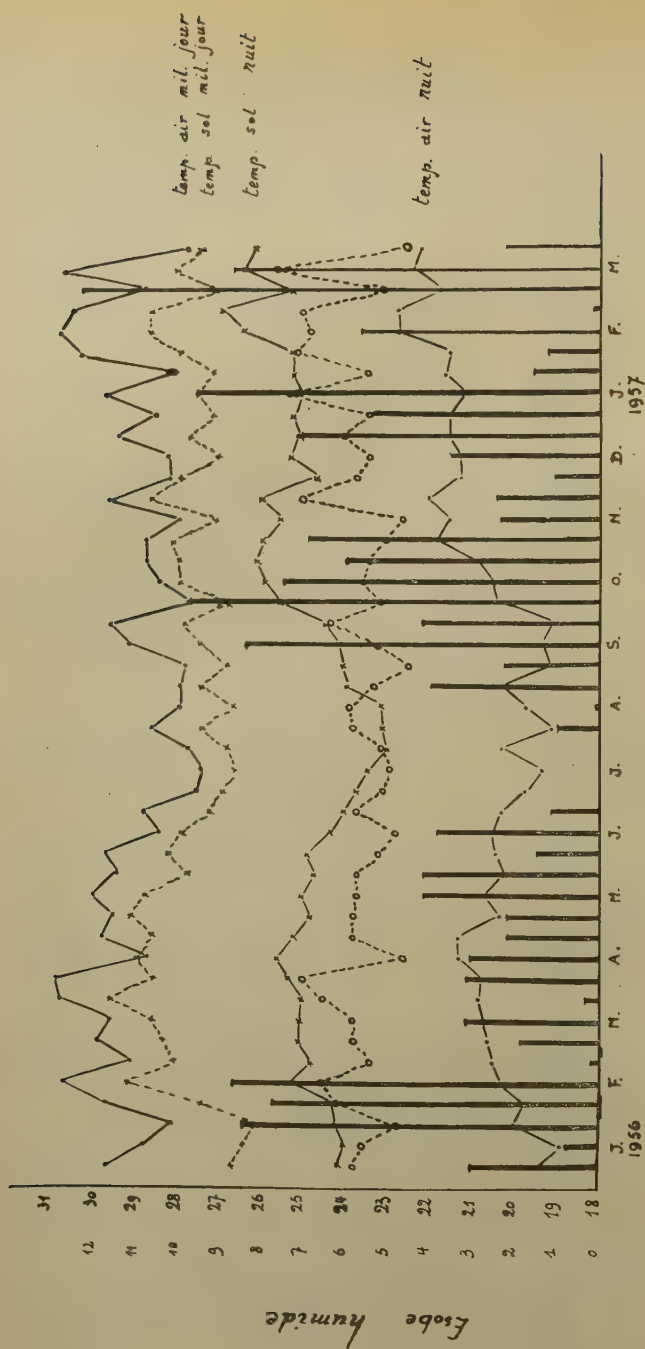


Diagramme annexe au Tableau I. — Les traits verticaux représentent l'eau tombée ; l'axe des ordonnées de 0 à 12, par dizaines de mm. (12 = 120 mm).

Par dizaines de jours		Température air		Température sol 10 cm		Déficit saturation		Eau tombée m/m
		Diurne	Nocturne	Diurne	Nocturne	Moy.	Mil. jour	
Janvier	1	—	—	—	—	—	—	—
	2	—	—	—	—	—	—	—
	3	—	—	—	—	—	—	—
Février	1	28.9	20.28	29.06	23.99	6.4	11.3	74.3
	2	31.3	20.74	31.39	25.76	7.1	12.—	65.—
	3	29.7	21.15	29.18	24.95	5.5	9.3	1.—
Mars	1	30.9	21.14	30.30	26.79	6.8	11.5	19.2
	2	29.8	21.—	29.48	25.72	6.—	9.8	33.—
	3	31.1	21.17	30.39	25.38	7.1	12.1	2.—
Avril	1	31.3	21.23	31.03	26.26	7.4	12.2	29.8
	2	29.1	21.60	29.94	25.96	4.9	8.3	30.6
	3	29.8	21.43	29.58	25.33	5.8	9.6	21.—
Mai	1	30.4	20.91	30.49	25.76	5.9	9.9	28.3
	2	30.6	21.30	30.08	25.35	6.5	10.8	39.9
	3	30.—	20.60	28.80	25.17	5.6	9.5	39.8
Juin	1	30.2	20.70	27.54	25.90	5.7	9.7	20.7
	2	29.2	20.84	28.79	24.72	5.—	7.9	37.8
	3	29.1	20.69	29.05	25.03	5.9	9.5	20.2
Juillet	1	28.4	20.07	28.20	24.72	5.8	9.2	—
	2	28.—	19.90	27.99	24.80	5.4	8.9	—
	3	28.2	19.75	27.66	24.74	5.2	8.2	—
Août	1	29.4	19.75	27.67	25.21	6.4	10.8	7.2
	2	28.6	20.25	28.37	29.55	6.2	9.6	1.6
	3	28.4	20.98	28.33	25.07	5.7	9.1	52.8
Septembre	1	28.1	20.04	28.16	24.41	4.4	7.3	25.6
	2	29.2	20.04	28.91	24.26	5.4	9.3	74.8
	3	29.9	20.20	30.25	25.03	7.2	11.6	40.4
Octobre	1	28.1	21.24	28.63	25.89	5.3	8.3	78.8
	2	29.—	21.57	29.13	26.53	5.8	8.8	44.7
	3	29.1	22.—	29.07	26.02	6.—	9.2	64.2
Novembre	1	28.8	22.02	28.99	26.36	4.9	7.4	66.1
	2	28.4	21.56	27.73	25.92	4.3	7.—	20.2
	3	29.7	22.28	29.02	26.78	6.5	9.7	22.3
Décembre	1	28.9	21.53	28.40	26.46	6.3	9.7	10.—
	2	28.2	21.78	27.62	25.88	5.3	8.2	44.2
	3	29.8	22.27	28.87	26.15	6.2	9.9	75.7
Janvier	1	28.7	21.80	27.93	25.80	6.0	9.8	46.9
	2	30.5	21.56	28.85	25.39	7.6	12.2	111.5
	3	28.6	21.71	27.78	25.86	5.3	8.2	15.—
Février	1	30.6	22.12	28.68	26.00	7.5	12.3	15.—
	2	31.2	22.71	29.03	27.24	7.5	12.5	51.4
	3	30.7	23.03	29.11	27.21	6.8	11.2	2.2
Mars	1	39.1	21.82	27.54	25.56	4.8	7.9	124.2
	2	30.8	22.57	28.79	27.05	7.2	12.—	95.6
	3	28.5	22.43	28.97	26.66	5.2	8.4	17.2

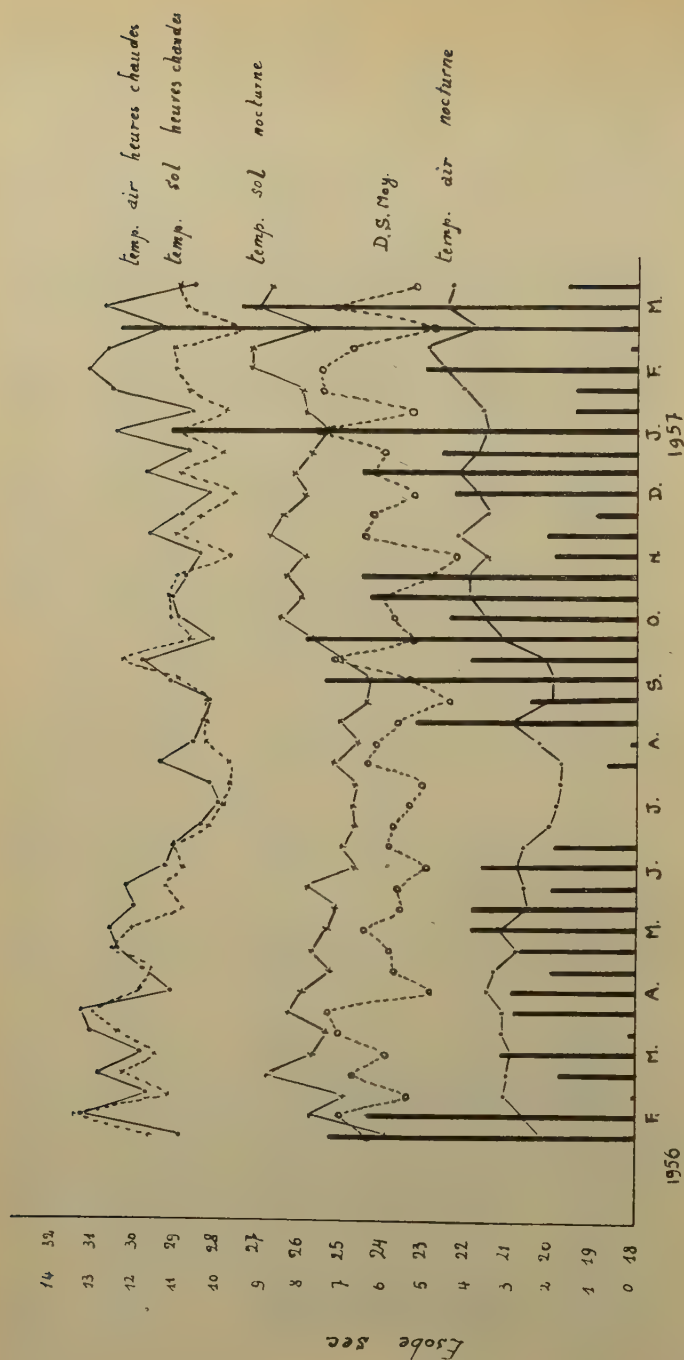


Diagramme annexé au Tableau II. — Les traits verticaux représentent l'eau tombée ; l'axe des ordonnées de 0 à 14, par dizaines de mm (14 = 140 mm).

Par dizaines de jours		Température air		Température sol 10 cm		Déficit saturation		Eau tombée m/m
		Diurne	Nocturne	Diurne	Nocturne	Moy.	Mil. jour.	
Janvier	1	25.9	—	23.8	—	—	—	21.3
	2	25.3	—	23.2	—	—	2.6	9.1
	3	25.1	—	23.1	23.5	—	2.3	56.6
Février	1	26.2	22.5	23.4	23.2	2.3	3.2	58.5
	2	28.1	22.9	24.3	23.8	3.7	6.1	93.7
	3	26.8	22.8	24.2	23.8	2.7	4.—	9.5
Mars	1	26.9	23.—	24.9	24.3	3.2	4.5	36.2
	2	27.—	22.8	24.7	24.2	3.3	5.2	14.9
	3	27.6	22.6	24.6	23.8	2.7	4.3	38.1
Avril	1	28.—	22.1	25.—	24.1	3.1	5.2	35.6
	2	26.4	21.7	24.4	23.7	2.1	3.8	24.—
	3	26.4	22.—	24.7	24.1	2.3	3.8	13.2
Mai	1	—	21.9	25.—	23.8	2.3	4.—	17.3
	2	27.7	22.1	25.—	24.—	2.5	4.5	32.1
	3	27.1	21.5	24.7	23.7	2.—	3.5	18.3
Juin	1	26.9	21.5	24.8	23.9	2.7	4.1	29.3
	2	27.3	21.8	24.5	23.4	2.—	3.5	16.8
	3	26.8	21.8	25.—	23.9	3.—	5.1	11.8
Juillet	1	26.1	21.3	24.5	23.6	1.6	2.5	—
	2	27.—	22.1	24.3	23.6	2.1	3.2	—
	3	26.5	21.6	24.1	23.6	3.8	6.—	—
Août	1	27.5	21.5	24.3	23.6	3.5	5.6	0.4
	2	26.3	21.5	24.1	23.4	4.—	5.9	6.9
	3	27.1	21.7	24.6	23.7	3.4	5.5	60.2
Septembre	1	26.9	21.5	24.4	23.6	3.4	5.5	21.5
	2	27.—	22.5	24.5	24.1	3.4	5.1	71.3
	3	27.5	22.9	24.9	24.4	4.1	6.1	22.6
Octobre	1	25.8	22.3	24.3	24.—	2.6	3.6	78.8
	2	26.1	22.3	24.3	23.9	2.6	3.9	35.9
	3	26.3	22.1	24.—	23.6	2.7	4.1	69.5
Novembre	1	26.1	22.4	24.2	23.7	2.4	3.7	58.6
	2	25.5	22.4	23.8	23.5	2.1	2.9	11.2
	3	26.5	22.7	24.2	23.8	2.7	4.—	32.3
Décembre	1	25.9	22.6	23.8	23.5	2.7	3.9	12.6
	2	25.3	22.4	23.7	23.5	2.1	2.7	43.1
	3	26.1	22.6	24.—	23.6	2.2	3.2	121.3
Janvier	1	25.2	21.9	23.5	23.4	2.2	3.2	41.—
	2	26.9	21.9	23.5	23.—	3.1	4.5	98.1
	3	25.8	22.3	24.—	23.5	2.2	3.1	1.1
Février	1	26.9	22.4	24.1	23.5	2.3	4.4	7.7
	2	28.2	23.3	25.—	24.5	3.6	5.3	37.4
	3	27.2	23.3	25.—	24.6	3.1	3.8	2.7
Mars	1	26.—	21.7	24.2	23.6	2.2	3.5	91.9
	2	27.6	23.2	24.9	27.4	4.—	6.—	84.1
	3	25.6	22.5	24.4	23.9	2.1	2.9	6.8



Diagramme annexé au Tableau III. — Les traits verticaux représentent l'eau tombée ; l'axe des ordonnées de 0 à 12, par dizaines de mm ($12 = 120$ mm).

Par dizaines de jours		Température air		Température sol 10 cm		Déficit saturation		Eau tombée m/m
		Jour	Nuit	Jour	Nuit	Moy.	Mil. jour	
Janvier	1	29.04	22.84	28.46	26.34	4.44	7.06	34.1
	2	28.34	22.95	27.99	26.22	4.98	7.38	14.—
	3	28.25	22.94	27.94	26.20	4.53	7.20	61.7
Février	1	29.73	22.96	27.93	25.40	6.40	9.96	74.—
	2	31.40	23.26	29.02	26.62	7.42	2.08	103.8
	3	29.39	22.21	27.75	25.80	4.87	8.33	13.2
Mars	1	29.90	23.17	28.52	26.30	5.68	8.98	53.—
	2	30.34	22.86	28.89	26.27	6.24	10.—	24.6
	3	30.—	24.—	28.82	26.57	5.44	8.65	33.8
Avril	1	30.75	22.74	29.21	26.80	6.97	11.76	42.6
	2	27.45	22.31	27.87	26.08	3.52	5.84	29.5
	3	29.42	23.29	28.61	26.47	5.15	8.18	16.—
Mai	1	29.25	22.57	28.34	25.81	4.50	7.48	35.9
	2	29.81	22.60	28.18	26.12	5.34	8.80	38.9
	3	29.29	22.13	27.30	27.02	4.92	8.40	41.8
Juin	1	29.36	22.05	27.36	25.86	5.11	8.23	34.3
	2	28.84	22.40	26.79	25.34	4.98	8.03	22.9
	3	28.64	22.96	28.43	25.84	6.05	9.25	12.8
Juillet	1	27.56	23.36	27.84	26.13	5.66	8.09	—
	2	27.42	23.14	27.51	26.03	5.17	7.31	—
	3	27.68	23.23	27.74	25.76	4.18	5.33	—
Août	1	28.30	24.05	28.04	25.96	2.61	2.88	3.2
	2	27.67	23.02	27.32	25.—	5.43	7.81	9.4
	3	27.75	23.32	28.13	25.17	5.92	8.76	71.3
Septembre	1	27.99	22.57	28.13	25.16	5.39	8.16	22.7
	2	28.44	22.85	28.58	26.34	5.60	8.43	84.5
	3	28.98	23.32	29.22	26.39	6.75	9.38	45.7
Octobre	1	28.07	22.87	27.75	26.03	4.88	6.98	117.4
	2	28.14	22.73	28.26	26.43	4.84	7.29	43.5
	3	28.45	22.96	28.34	26.46	4.85	7.33	77.5
Novembre	1	28.83	23.25	28.46	26.42	4.59	6.40	65.9
	2	27.53	22.60	28.11	26.43	9.21	6.02	16.—
	3	28.87	23.11	28.94	26.92	6.10	9.54	32.2
Décembre	1	28.16	23.19	28.28	26.88	5.66	8.27	11.2
	2	27.75	23.09	27.22	26.17	4.76	6.89	45.4
	3	29.03	23.22	28.—	26.08	4.96	7.45	111.—
Janvier	1	27.90	22.52	27.09	25.98	5.36	8.02	49.3
	2	30.26	22.46	27.47	25.72	7.29	11.48	75.2
	3	28.05	23.12	26.92	26.97	5.32	8.33	2.2
Février	1	29.88	23.55	27.27	25.64	7.26	11.35	12.—
	2	31.10	24.30	28.27	27.04	7.91	11.50	32.6
	3	30.01	23.93	28.02	26.95	5.91	8.88	1.8
Mars	1	28.51	22.63	26.64	25.35	4.62	7.07	111.9
	2	30.32	24.54	27.79	26.62	7.58	11.10	69.7
	3	28.08	23.69	28.60	26.45	4.64	6.37	19.8

Clavière artificielle en forêt sur la rive du lac

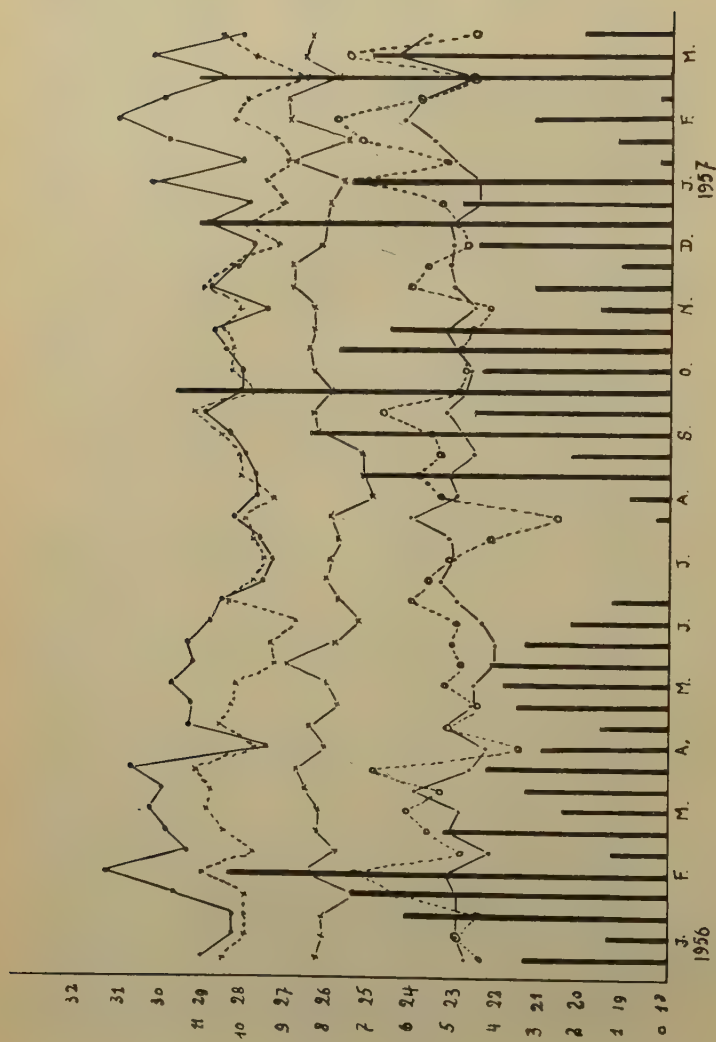


Diagramme annexé au Tableau IV. — Les traits verticaux représentent l'eau tombée ; l'axe des ordonnées de 0 à 11, par dizaines de mm (11 = 110 mm).

PRÉCIPITATIONS ATMOSPHÉRIQUES

Les précipitations atmosphériques ont été fortement déficitaires au cours de la période étudiée. Les moyennes annuelles oscillent ordinairement au bord du lac Tumba autour de 1850 m/m.

Cependant elles totalisent au cours de nos mesures :

1.355,7 m/m	en ésobé tourbeux
1.380,5 m/m	en ésobé sec
1.418,4 m/m	en clairière forestière

et, si l'on tient compte (comme Bernard), que 20 % de l'eau de pluie est retenue en moyenne par le feuillage de la forêt et n'atteint pas le sol, les 1.246,7 mm observés dans le sous-bois forestier deviennent 1.557,4 m/m sur la forêt.

Les précipitations auraient ainsi été inférieures de 13 % en ésobé tourbeux, de 11.4 % en ésobé sec et de 9 % en clairière forestière à ce qu'elles ont été, théoriquement, sur le dôme forestier avoisinant.

La répartition des pluies a été identique dans chaque période, pour les quatre biotopes. Mais nous avons constaté que les ésobé reçoivent nettement moins d'eau pendant la petite saison des pluies et la grande saison sèche, que les biotopes à caractère forestier (308.3 m/m en ésobé tourbeux et 332.1 m/m en ésobé sec contre 488.6 en clairière forestière).

CONCLUSIONS

Bien que les observations ne se soient échelonnées que sur une période d'un an et que, de ce fait, l'interprétation des données doive se faire avec une prudente réserve, il apparaît que les microclimats d'ésobé sont assez nettement différenciés de ceux des biotopes forestiers.

Ils sont caractérisés par

- 1° des températures diurnes de l'air et du sol très élevées ;
- 2° des températures nocturnes de l'air nettement plus basses ;
- 3° des écarts entre températures diurnes et nocturnes de l'air et du sol beaucoup plus considérables ;
- 4° des déficits de saturation diurnes beaucoup plus élevés et des écarts entre déficits diurne et nocturne considérablement plus marqués ;
- 5° une pluviosité nettement moindre.

Tableau V

MOYENNES JOURNALIÈRES DE LA TEMPÉRATURE DE L'AIR

	Saisons { du au	21-3-56	21-6-56	21-9-56	21-12-56
		20-6-56	20-9-56	20-12-56	20-3-57
Esobé tourbeux	Milieu du jour	29.68	28.07	28.52	29.61
	Nuit	20.74	19.67	20.93	21.83
	Écart journ.	8.94	8.40	7.59	7.78
Esobé sec	Milieu du jour	29.08	28.08	28.90	28.89
	Nuit	21.09	20.16	21.58	22.18
	Écart journ.	7.99	7.92	7.32	6.71
Clairière artifi- cielle en forêt de terre ferme	Milieu du jour	29.35	27.94	28.31	29.45
	Nuit	22.68	23.17	23.01	23.77
	Écart journ.	6.67	4.77	5.30	5.68
Sous-bois de forêt de terre ferme	Milieu du jour	27.18	26.81	26.11	26.66
	Nuit	21.91	21.73	22.46	22.51
	Écart journ.	5.27	5.08	4.65	4.15

Tableau VI

MOYENNES JOURNALIÈRES DE LA TEMPÉRATURE DU SOL
A 10 CM SOUS LA SURFACE

	Saisons { du au	21-3-56	21-6-56	21-9-56	21-12-56
		20-6-56	20-9-56	20-12-56	20-3-57
Esobé tourbeux	Milieu du jour	28.58	27.02	27.65	27.64
	Nuit	24.93	23.58	25.46	25.63
	Écart journ.	3.65	3.44	2.19	2.01
Esobé sec	Milieu du jour	29.82	28.26	28.76	28.51
	Nuit	25.54	24.75	26.07	26.25
	Écart journ.	4.28	3.51	2.69	2.26
Clairière artifi- cielle en forêt de terre ferme	Milieu du jour	28.05	27.97	28.29	27.39
	Nuit	26.23	25.71	26.46	26.26
	Écart journ.	1.82	2.26	1.83	1.13
Sous-bois de forêt de terre ferme	Milieu du jour	24.93	24.42	24.13	24.24
	Nuit	23.83	23.68	23.77	23.80
	Écart journ.	1.10	0.74	0.36	0.44

Tableau VII

MOYENNES JOURNALIÈRES DU DÉFICIT DE SATURATION

		Saisons $\left\{ \begin{array}{l} \text{du} \\ \text{au} \end{array} \right.$	21-3-56 20-6-56	21-6-56 20-9-56	21-9-56 20-12-56	21-12-56 20-3-57
Esobé tourbeux	Milieu du jour		9.51	8.42	8.44	10.45
	Moyenne		5.66	5.27	5.56	6.40
Esobé sec	Milieu du jour		10.—	9.10	8.89	10.67
	Moyenne		5.99	5.60	5.73	5.99
Clairière artifi- cielle en forêt de terre ferme	Milieu du jour		8.37	7.34	7.57	9.35
	Moyenne		5.10	5.11	5.18	6.25
Sous-bois de forêt de terre ferme	Milieu du jour		4.08	4.92	3.88	4.11
	Moyenne		2.42	3.13	2.67	2.77

Tableau VIII

EAU DE PLUIES TOMBÉES (en m/m)

		Saisons $\left\{ \begin{array}{l} \text{du} \\ \text{au} \end{array} \right.$	21-3-56 20-6-56	21-6-56 20-9-56	21-9-56 20-12-56	21-12-56 20-3-57
	Total annuel					
Esobé tourbeux	1.355,7		239.5	164.8	431.5	519.9
Esobé sec	1.380,5		249.9	182.2	390.9	557.5
Clairière artifi- cielle en forêt de terre ferme	1.418,4		295.7	203.9	454.1	464.7
Sous-bois de forêt de terre ferme	1.246,7 (1.557,4)		224.7	172.1	364.6	415.3

Ces valeurs sont inférieures à la réalité dans des proportions variant d'après la violence des précipitations et leur importance. En effet, une partie de l'eau tombée est retenue dans le feuillage et n'atteint jamais le sol.

BERNARD (1945) estime à 20 % du total annuel l'eau tombée sur la forêt et non recueillie dans le pluviomètre. Nous indiquons entre parenthèse le total annuel corrigé sur cette base.

Des différences se marquent même dans l'allure des variations de certains de ces facteurs au cours de l'année.

Les températures diurnes de l'air sont à leur minimum dans les ésobé pendant la grande saison sèche alors que le minimum est enregistré pendant la grande saison des pluies dans les biotopes forestiers.

Les températures diurnes du sol au cours de la petite saison sèche sont le plus élevées dans les ésobé alors qu'elles sont relativement basses dans les biotopes forestiers.

Le déficit de saturation est à son maximum pendant la petite saison sèche dans les ésobé et la clairière forestière alors qu'il s'observe au plus haut en forêt, à la fin de la grande saison sèche et au début de la grande saison des pluies.

L'intensité des pluies est nettement moins grande dans les ésobé, pendant la patite saison des pluies et la grande saison sèche ; elle y est plus grande pendant la grande saison des pluies et la petite saison sèche, qu'elle n'est dans les biotopes forestiers. L'intensité des précipitations atmosphériques est donc plus irrégulière dans les ésobé que dans les biotopes forestiers.

Ces différences se marquent probablement périodiquement ; leur effet sur la végétation est accentué par le drainage important que subissent les couches superficielles du sol (drainage plus marqué en ésobé qu'en forêt) ; elles peuvent en partie expliquer le maintien jusqu'à nos jours des faciès herbeux d'ésobé, dans une région où, cependant, les caractéristiques climatiques générales sont celles des régions typiquement forestières.

OUVRAGES CONSULTÉS

1. A. AUBREVILLE, *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale*. Paris 1949.
2. E. BERNARD, *Le Climat écologique de la Cuvette Centrale Congolaise*. Public. I.N.E.A.C., Bruxelles, 1945.
3. F. BULTOT, *Saisons et périodes sèches et humides au Congo Belge et au Ruanda-Urundi*. Bruxelles, 1954.
4. R. BOUILLENNE, J. MOUREAU et P. DEUSE, *Esquisse écologique des faciès forestiers et marécageux des bords du Lac Tumba*. Mémoires Acc. Roy. Sci. Colon., t. III, fasc. I, Bruxelles, 1955.
5. F. W. WENT, *The effects of Climate on Plant. Growth and Distribution*. Proceeding of the Seventh International Botanical Congress. Stockholm, 1950, page 56.

ERRATA

au lieu de :

lire :

Page 1 - 5ème ligne :

Nymphaea coerulea

Nymphaea coerulea

6ème et 7ème lignes :

Pricreus Mundtii et

Cyperus nudicaulis

Pycreus mundtii et

Cyperus nudicaulis

11ème ligne :

Myrica salicifolia

Myrica randtiana

18ème ligne :

Erica ruggendis

Erica rugensis

21ème ligne :

oeiscanthidium

Miscanthidium

Page 4 - 12ème ligne :

à Nymphaea

à Nymphaea

15ème ligne :

Pycreus Mundtii

Pycreus mundtii

27ème ligne :

Myrica salicifolia

Myrica randtiana

Page 5 - dans le tableau :

Pycreus Mundtii

Pycreus mundtii

Myrica salicifolia

Myrica randtiana

ESQUISSE DE LA VÉGÉTATION DES TOURBIÈRES ET MARAIS TOURBEUX DU RUANDA-URUNDI

par PAUL DEUSE

Dr. Sc. Liège

Chargé de mission I.R.S.A.C. et Gouvernement du Ruanda-Urundi au
Centre scientifique d'Astrida

Résumé. — Il existe au Ruanda-Urundi entre 1.200 et 2.300 m d'altitude des vallées, dites « vallées noyées », qui ont été comblées de dépôts tourbeux. Les groupements tourbeux colonisant ces tourbières varient suivant l'altitude. En dessous de 1.600 m, on rencontre principalement :

- des groupements à *Nymphaea coerulea*, *Potamogeton* sp. et *Utricularia* sp.
- des groupements à *Jussieuia* div. sp., suivis de groupements à *Pricreus Mundtii* et *Cyperus nudicanlis*
- des papyraies
- des prairies inondées à *Miscanthidium violaceum*.

Ces groupements peuvent évoluer vers une formation arborescente à *Syzygium cordatum* et *Myrica salicifolia*.

Dans les groupements tourbeux d'altitude élevée de la crête Congo-Nil, on peut distinguer :

- un groupement à *Potamogeton*
- une jonçaie à *Sphagnum*
- un groupement à *Cyperus*.

Ces groupements évoluent vers une formation à *Xyris* et *Sphagnum* avec des schlenken ou une formation à *Erica ruggendis* et *Sphagnum*. Cette dernière peut se transformer en lande ou forêt de montagne.

Dans ces vallées noyées, il existe également :

- des prairies aquatiques à *Miscanthidium violaceum* et *Sphagnum* qui évoluent en formations à *Xyris* et *Sphagnum*, puis en groupement à *Cyperus denudatus* et *Erica rupestris*.

Il existe dans les territoires sous tutelle du Ruanda et de l'Urundi un très grand nombre de vallées marécageuses.

Ces vallées sont situées à des altitudes variant de 1200 m à 2300 m.

Ce sont, pour la plupart, des « vallées noyées », dues à des phénomènes géologiques de relèvement du pays ou à des effondre-



Fig. 1
Tourbière du Kamiranzovu
Vue générale (1950 m)



Fig. 2
Tourbière du Kamiranzovu
Association à *Syzygium cordatum* et *Erica rugegensis*

ments de cuvettes à rattacher à la formation du grand Graben africain, ou encore à des barrages volcaniques.

Le plan d'eau a été nettement surélevé et a noyé les vallées sur des étendues parfois immenses. Elles se sont comblées par des alluvions ou par des dépôts de tourbe. Nous ne nous occuperons ici que des formations tourbeuses.

Certaines vallées sont encore couvertes par l'eau libre, d'autres sont entièrement colonisées par des formations végétales très diverses.

Ces groupements végétaux diffèrent suivant l'altitude.

Les vallées noyées les plus importantes sont situées en dessous de 1600 m. On y reconnaît : un groupement aquatique à *Nymphaea coerulea*, *Potamogeton* sp. et *Utricularia* sp. ; dans les zones calmes où les dépôts se produisent, un stade à *Jussieuia* div. sp. ; un groupement à *Pycnus Mundtii* et *Cyperus nudicaulis* lui fait suite.

Dans les parties inondées où l'eau circule, la Papyraie s'installe. Elle est très pauvre en espèces, mais couvre des surfaces considérables. C'est la formation végétale la plus répandue.

La Papyraie est remplacée par une prairie inondée à *Miscanthidium violaceum* à des altitudes plus élevées. Cette formation végétale est plus riche en espèces accompagnantes.

Dans les endroits toujours inondés, mais où la tourbe arrive plus près de la surface, existe une formation à *Cladium jamaicense* également riche en espèces.

Ces trois groupements végétaux évoluent, dans les endroits où le sol n'est plus que périodiquement inondé, vers une formation arborescente à *Syzygium cordatum* et *Myrica salicifolia*.

En altitude élevée, dans les montagnes de la crête Congo-Nil, il existe quelques grandes vallées noyées, et de nombreuses petites tourbières aux têtes de source et le long du cours supérieur des rivières. (Voir *fig. 1*).

On peut distinguer :

Un groupement aquatique à *Potamogeton* ; aux endroits d'atterrissement, une jonçaie ; dans les zones tourbeuses où la nappe aquifère affleure à la surface, un jonçaie à *Sphagnum* ou un groupement à *Cyperus denudatus*.

Ces groupements sont peu à peu remplacés par une formation à *Xyris* et *Sphagnum* avec des schlenken caractérisés par d'autres espèces de *Sphagnum*, *Xyris*, *Utricularia* et *Panicum* sp.

RELATIONS SYNGENETIQUES DES GROUPEMENTS RECONNUS
DANS LES TOURBIÈRES ET MARAIS DU RUANDA-URUNDI.

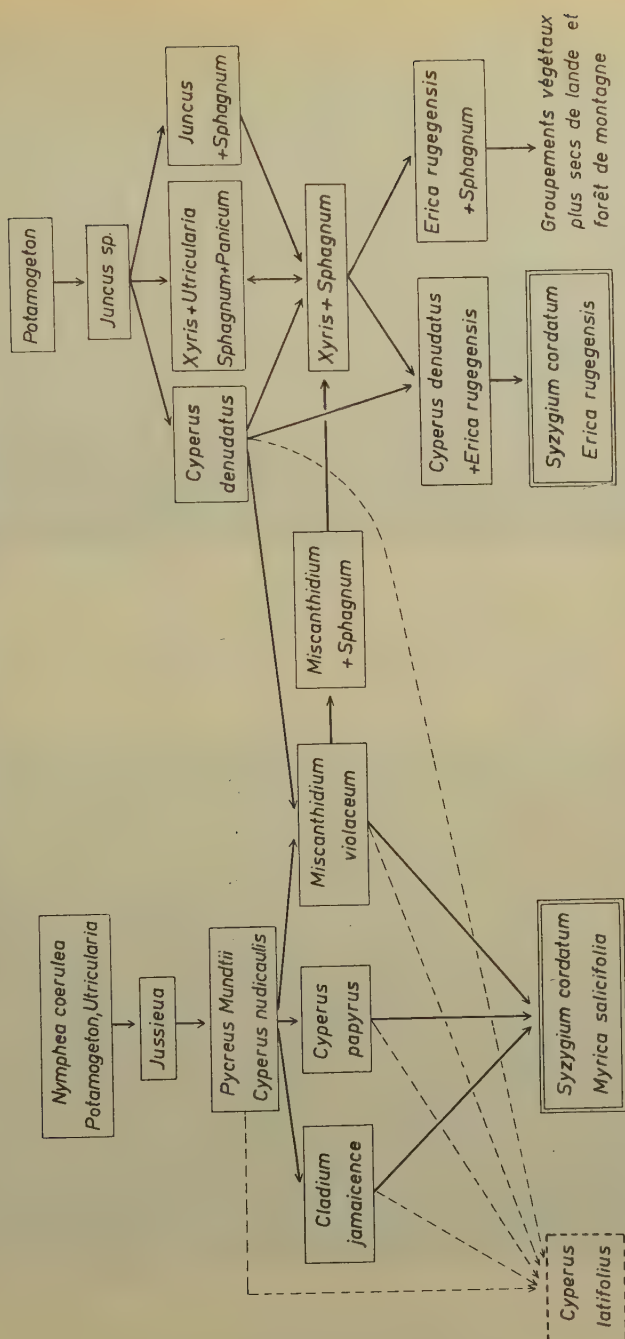




Fig. 3

Tourbière du Kamiranzovu
Recul et destruction de la forêt de vallée par l'association à
Cyperus denudatus.



Fig. 4

Tourbière du Kamiranzovu
Association à *Cyperus latifolius*

Sur les versants des rivières, ce dernier groupement évolue vers une formation à *Erica rugegensis* et *Sphagnum* div. sp.

C'est une formation plus sèche qui tend à se transformer en groupement de lande ou de forêt de montagne.

Dans quelques grandes vallées noyées d'altitude, il existe de véritables prairies aquatiques à *Miscanthidium violaceum* avec un stade à *Sphagnum* dans les endroits presque exondés, ce dernier évolue au fur et à mesure de l'exondaison en formation à *Xyris* et *Sphagnum*.

Cette dernière comme celle à *Cyperus denudatus* se colonise par des arbustes parmi lesquels dominent *Erica rugegensis* et *Vaccinium Stanleyi* ; c'est un groupement à *Cyperus denudatus* et *Erica rugegensis*. (Voir fig. 3.)

Enfin, là où la couche de tourbe est la plus épaisse existe un groupement forestier à *Syzygium cordatum* et *Erica rugegensis*.

Cette forêt est caractérisée par un balancement de la nappe aquifère et une pullulation d'épiphytes. (Voir fig. 2.)

LIND (*) émet l'hypothèse que les forêts de *Syzygium* sont l'aboutissement des associations tourbeuses à *Sphagnum* de l'Uganda.

Nous confirmons son hypothèse et considérons le groupement à *Syzygium cordatum* et *Myrica salicifolia* et celui à *Syzygium cordatum* et *Erica rugegensis* comme des formations climax des groupements hydrophiles du Ruanda-Urundi, l'une d'altitude moyenne, l'autre d'altitude élevée.

Il existe une autre formation végétale extrêmement répandue partout à *Cyperus latifolius*. (Voir fig. 4.)

Cette formation pose un problème particulier. Elle se rencontre dans les conditions les plus diverses, aux bords des marais et dans les endroits perturbés.

LIND (l. c.) signale la même chose en Uganda.

Ce groupement se retrouve au milieu d'autres sans raison apparente ; il forme le groupement dominant des marais cultivés ; d'après des renseignements oraux, les taches de *Cyperus latifolius* au sein d'autres formations seraient le témoin d'anciennes cultures.

Nous formulons l'hypothèse que cette formation est anthropique.

Le tableau joint à cette note donne le schéma de l'évolution des principales formations végétales tourbeuses.

(*) LIND, E.-M., Studies in Uganda Swamps. *The Uganda Journal* 20, 2. 1956.

LES RAPPORTS « CLIMAT-VÉGÉTATION » DISCERNABLES DANS L'ÉPAISSEUR DES TOURBIÈRES DU PLATEAU DES HAUTES-FAGNES BELGES

par M. STREEL
Assistant à l'Université de Liège

Depuis la publication par G. ERDTMAN, en 1928, de deux diagrammes polliniques de tourbières du plateau des Hautes Fagnes, aucune vue d'ensemble des connaissances sur la végétation post-glaciaire des Hautes Fagnes belges n'a été réalisée. Or de nombreux diagrammes sont venus s'ajouter à ceux d'ERDTMAN tandis que les techniques de prélèvement et d'analyse évoluaient au cours des dernières années vers une plus grande précision.

Cette note n'a pas la prétention d'apporter des données nouvelles sur l'évolution des rapports « climat-végétation » discernables dans l'épaisseur des tourbières du plateau des Hautes Fagnes mais seulement d'examiner l'état actuel des recherches palynologiques dans cette région, en les enrichissant de quelques observations récentes, faites sous la direction du Professeur BOUILLENNE, par les travailleurs de la Station scientifique du Mont-Rigi.

Les tourbières du Plateau des Hautes-Fagnes sont rattachées principalement à la catégorie des tourbières bombées applanies (Flach-hochmoor, dans la terminologie d'Osvold, 1925) intermédiaires entre les tourbières bombées vraies et les tourbières de pente de type franchement atlantique. Leur surface est en pente moyenne de 3 à 4 degrés. La végétation actuelle turfigène est un tapis de linaigrettes (*Eriophorum vaginatum*) faiblement bosselé par quelques coussins des *Sphagnum medium*, *Sphagnum rubellum* et *Sphagnum papillosum*, que l'on doit rattacher à l'association végétale « *Vaginato-Sphagnetum recurvi* ».

Ces tourbières se sont édifiées dans les dépressions à sols imperméables du terrain cambrien (assise révinienne). La nappe aquifère de ces tourbières est maintenue, en l'absence de drainage



Carte I : Les analyses palynologiques dans les Hautes-Fagnes belges.

1. ERDTMAN 1928, *Baraque Michel*.
2. ERDTMAN 1928, *Sourbrodt*.
3. BOUILLENNE et Coll. 1937, *Mont Rigi* (Tourbière Marquet).
4. SCHWICKERATH 1937, *Tourbière Royale* (Seule la partie supérieure du diagramme est reproduite).
5. PERSCH 1950, *Tourbière Royale*.
6. FLORSCHUTZ et VAN OYE 1938, *Sourbrodt*.
7. FLORSCHUTZ et VAN OYE 1946, *Via Mansuerisca*.
8. BOUILLENNE et Coll. 1937, *Vivier Frédéricq*.
9. FLORSCHUTZ et VAN OYE 1937, *Vivier Fagnoul*.
10. VACQ M^{lle} 1957 (inédit), *Herbofaye*.
11. PIROTTE 1958 (inédit), *Fraineux*.

artificiel, à quelques centimètres de la surface, en contact avec le tapis de sphaignes, grâce à l'apport d'eau de pluie et de sources se trouvant en amont de dépressions. Cet apport contrebalance les pertes d'eau subies par évaporation et par écoulement en aval des tourbières. 55 % du territoire délimité par la courbe de niveau de 600 m sont couverts de tourbières (carte 1).

En 30 ans, une dizaine de diagrammes polliniques ont été établis dans les Hautes-Fagnes, en plus de ceux publiés par G. ERDTMAN (numérotés 1 à 11 sur la carte 1.).

Ces diagrammes, tels qu'ils sont publiés, sont difficilement comparables. Nous les avons homogénéisés en adoptant pour tous les diagrammes, la même échelle de représentation, en ce qui concerne d'une part les pourcentages de fréquence des différents grains de pollen (en abscisse) et en ce qui concerne, d'autre part, les niveaux de prélèvement des échantillons à partir desquels ces pourcentages ont été établis (voir en ordonnées dans les tableaux II à V, l'échelle des niveaux de prélèvement, valable pour tous les profils).

Ainsi la comparaison est plus aisée. D'ailleurs pour plus de clarté encore, nous avons effacé dans les diagrammes, les parties des courbes de fréquences là où elles cessent de caractériser la période climatique correspondante. Ceci implique l'adoption d'un système de découpage de l'époque postglaciaire en périodes climatiques. Nous avons préféré celui d'OVERBECK et SCHNEIDER (1938).

Les sédiments les plus anciens, découverts jusqu'à ce jour sur le plateau des Hautes Fagnes se trouvent aux fond de petites cuvettes étagées sur certains versants du Haut Plateau. Ces cuvettes dont les dimensions sont variables (30 m de diamètre en moyenne) sont cernées de remparts. Leur origine est anthropique pour certains (R. et M. BOUILLENNE et collab. 1937), naturelle (origine périglaciaire) pour d'autres. De toute manière on peut affirmer sur la base des diagrammes polliniques publiés par R. et M. BOUILLENNE et collab. en 1937 et par F. FLORSCHUTZ et Eug. van OYE (1938) que ces sédiments remontent à l'époque préboréale (voir tableau I) caractérisée par les maxima de *Betula* et *Pinus*. On peut supposer avec ces différents auteurs qu'au sein de cette période préboréale le climat a été pendant un certain temps plus doux que le climat caractéristique car des pointes sont visibles dans les faibles pourcentages d'*Alnus*, *Corylus*, *Carpinus*, *Quercus*, *Tilia* et *Ulmus*. On voit ainsi la possibilité de la présence humaine aux

alentours des viviers, pendant cette période de transition entre le tardi- et le postglaciaire.

Jusqu'ici, aucun sédiment organique (*Gyttia* etc.) d'origine tardiglaciaire n'a été découvert sur les Hautes Fagnes.

Les deux diagrammes du tableau I montrent que la tourbe des viviers s'est principalement développée à la période boréale, qui a suivi la période préboréale. On peut distinguer deux phases climatiques caractérisées : la première (phase VI) par la dominance de *Pinus* et la régression de *Betula*, la seconde (phase VII) par la dominance de *Corylus* dont les pourcentages dépassent 100 % du total des autres pollens forestiers (maximum près de 600 %).

La fin de la période boréale (phase VII) en concordance avec l'avènement d'un climat humide, une grande partie du territoire des Hautes fagnes se transforme en marécage et c'est sur les diagrammes établis dans ces tourbières que nous poursuivrons l'étude des rapports « climat-végétation. »

Dans les tableaux II à IV, nous avons aligné les diagrammes sur la période de transition qui, au subatlantique, montre le début de la dominance de Hêtre (Passage de la phase X à la phase XI).

Le tableau II comporte des diagrammes de reconnaissance, les tableaux III et IV des diagrammes plus complets.

Sept des huit diagrammes montrent que la tourbe s'est formée dans la seconde phase (phase VII) de la période boréale. Le diagramme de SCHWICKERATH (1937) obtenu par l'analyse d'un profil de 7 m n'est pas reproduit entièrement dans le tableau III. Il montre aussi une installation de la tourbière pendant la phase VII. Seul le diagramme d'ERDTMAN est en opposition avec les autres analyses mais on peut supposer en le comparant au diagramme de FLORSCHUTZ et van OYE (1939) que le sondage n'a pas atteint le fond de la tourbière.

Le passage de la période boréale (phase VII) à la période atlantique (phase VIII) peut être délimité par l'intersection de la courbe de *Betula* (courbe en régression et de la courbe d'*Alnus* (courbe de croissance)).

La période atlantique peut être caractérisée par la dominance de *Corylus*, d'*Alnus* et du *Quercetum mixtum* (addition des pourcentages de *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus*). On peut distinguer uniquement dans le diagramme de PERSCH (1950), une phase de transition entre le Boréal et l'atlantique, à *Corylus* (environ 100 %).

Succédant à la période atlantique, le subboréal est une période de climat chaud pendant laquelle la tourbification est ralentie (phase IX). Elle est caractérisée par de nouveaux maxima du *Corylus*, et la naissance d'une courbe continue de *Fagus*. Remarquons que deux parmi les diagrammes de reconnaissance, indiquent une courbe continue de fréquence de *Fagus*, à partir de la période boréale. Tous les autres diagrammes sont unanimes à faire débiter cette courbe au subboréal.

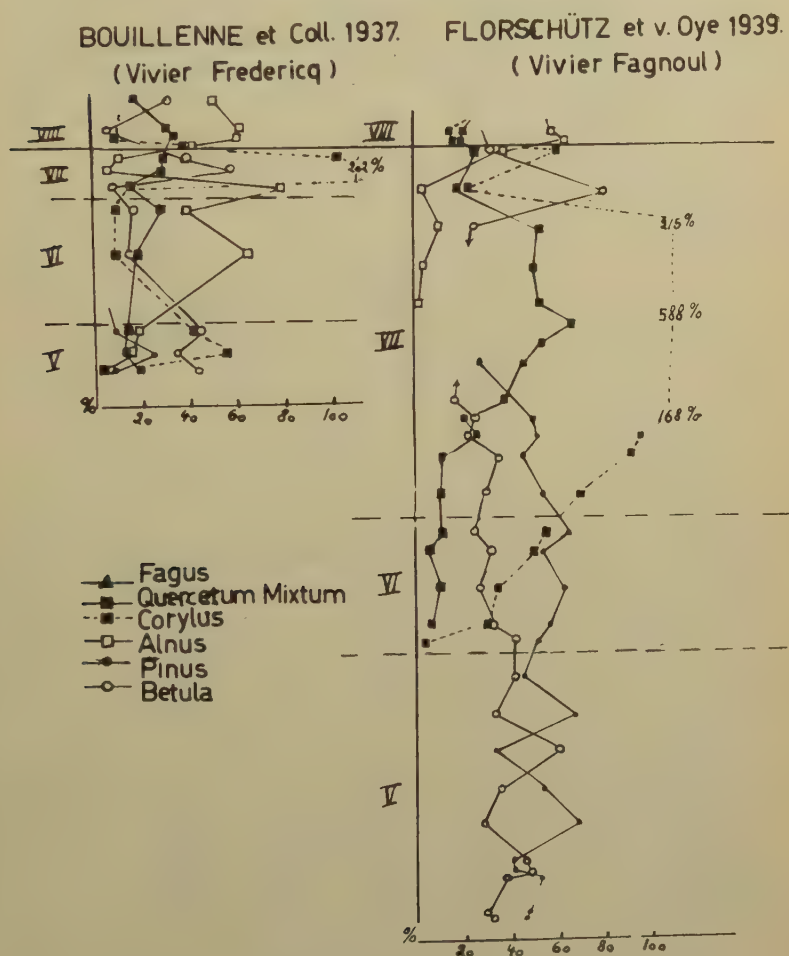
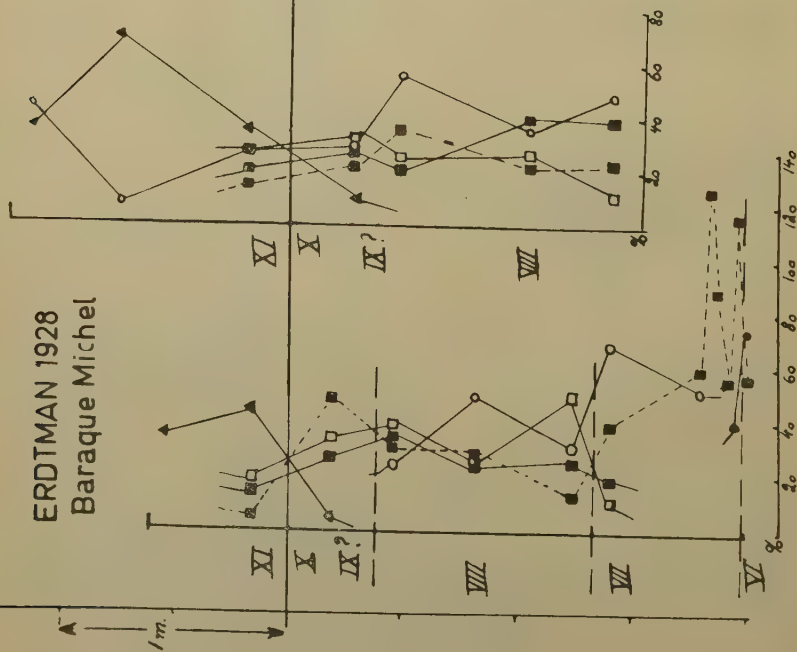


Tableau I : Diagrammes polliniques dans les viviers.
(Partie inférieure des diagrammes)

ERDTMAN 1928

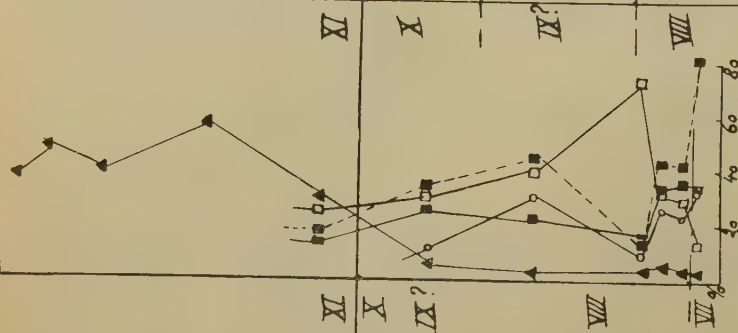
Sourbrodt

ERDTMAN 1928
Baraque Michel



BOUILLENNE et C.

1937 Mont Rigi



SCHWICKERATH 1937

Tourbière royale

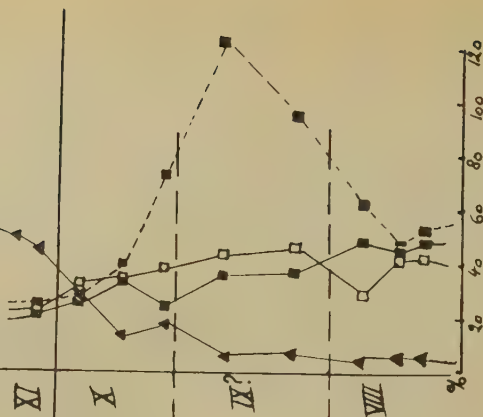


Tableau II : Diagrammes polliniques de reconnaissance

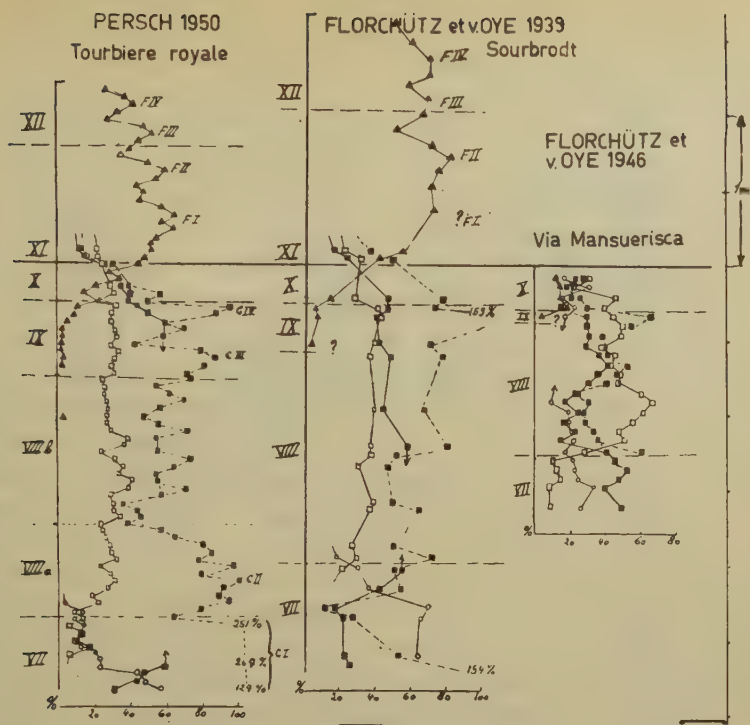


Tableau III : Tourbières installées à la période boréale

A la fin de cette période subboréale (phase IX) un changement climatique important se produit, qui amène la formation de nouvelles tourbières en concordance avec le préparation d'un climat océanique. Les diagrammes inédits du tableau IV ont été réalisés dans deux tourbières dont les horizons inférieurs montrent déjà l'accroissement de la courbe de *Fagus*, caractéristique de la période que nous allons décrire, le Subatlantique. Ces tourbières se sont donc formées seulement à la fin de la période subboréale.

L'avènement d'un climat humide entraîne une rapide extension de *Fagus* qui se traduit également sur les diagrammes par la régression des courbes de fréquence des autres pollens forestiers. La période subatlantique peut donc être caractérisée par *Fagus* dès que sa courbe de fréquence dépasse 10 %. Nous adoptons ainsi les conceptions de VAN ZEIST (1955).

Cette période subatlantique, dont fait encore partie notre climat actuel peut être divisée.

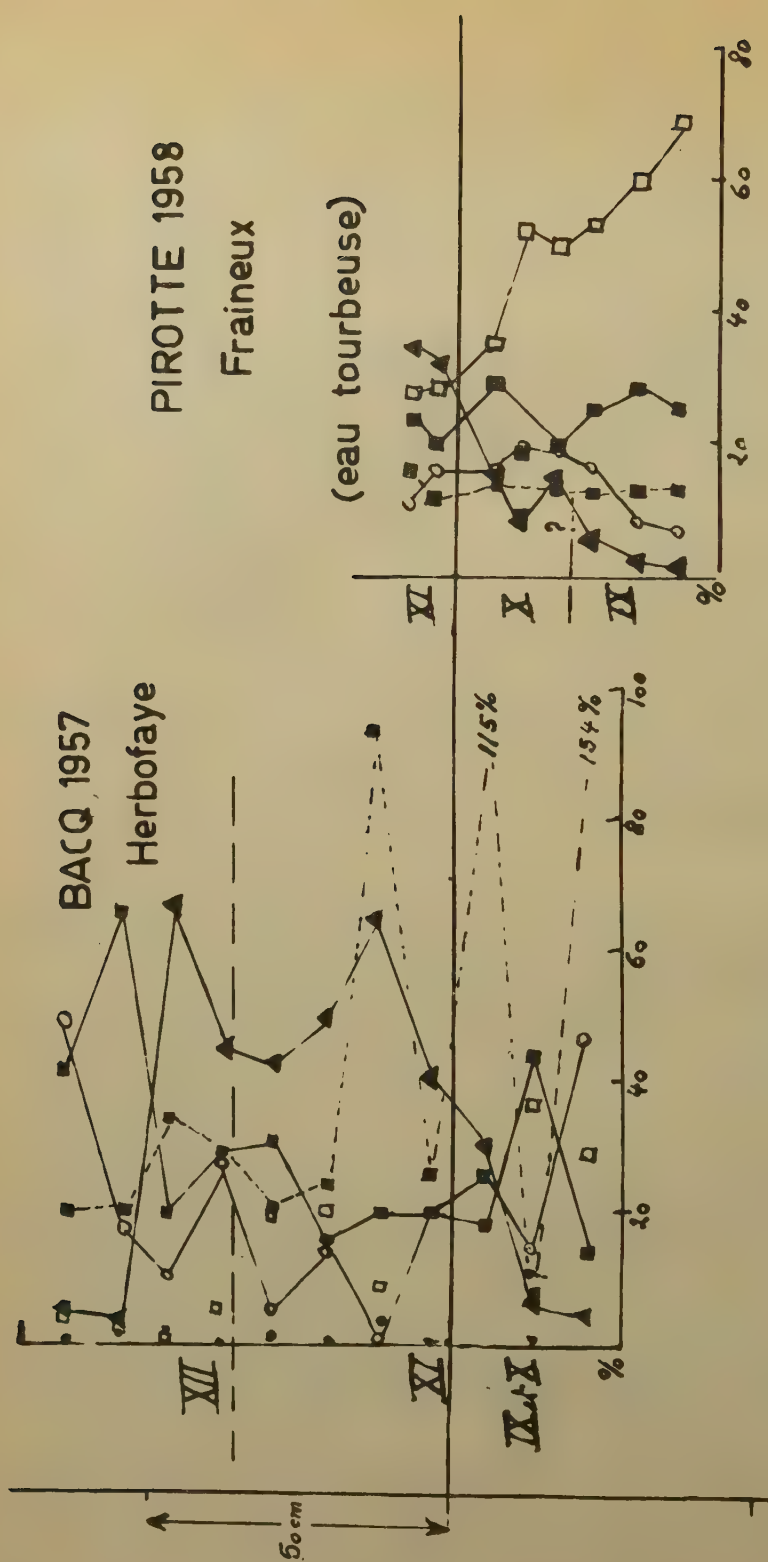


Tableau IV : Tourbières installées à la période subboréale

La première phase (phase X) est relativement courte. C'est une phase de transition où le pourcentage de *Fagus* passe de 10 % à environ 40 %, niveau auquel la courbe de fréquence de *Fagus* devient dominante et caractérise les deux phases suivantes (phases XI et XII). On peut distinguer avec PERSCH (1950) deux maxima de *Fagus* dans chacune de ces deux dernières phases. Les deux plus importants (F 1 et F 2 : plus de 60 %) caractérisent la phase XI. La phase XII qui s'étend jusqu'à nos jours débute avec l'extension rapide des pollens non forestiers tandis que la courbe de *Fagus* régresse (deux maxima, F3 et F4 : inférieurs à 60 %).

Le tableau suivant (tableau V) résume la zonation palynologique des temps postglaciaires dans les Hautes Fagnes en dehors des caractéristiques que nous venons de décrire, il faut insister sur certains pourcentages discordants qui affectent sous les différents climats, l'*Alnus* et le *Corylus* (voir tableaux I à IV). Ces pourcentages aberrants sont certainement des phénomènes locaux. En effet, on peut constater avec SCHWICKERATH (1937) que ces pourcentages dépendent de l'environnement des tourbières. Les pourcentages d'*Alnus* (espèce de la tourbière) sont plus élevés dans la région de la Baraque Michel, formée de tourbières à 5 kms à la ronde, que dans la région de la tourbière royale, resserée entre des contreforts forestiers. Par contre les pourcentages de *Corylus*, espèce forestière, sont les plus abondants à la Tourbière Royale.

Les tourbes des différentes phases climatiques, renseignées au tableau V ont aujourd'hui fait l'objet d'analyses du radiocarbone C_{14} , qui ont permis d'établir une chronologie rigoureuse. En général, la tourbe formée est plus ancienne que ne laissait prévoir la précédente chronologie basée uniquement sur des arguments archéologiques.

Il est intéressant de comparer l'épaisseur moyenne de tourbe formée durant les quatre dernières grandes périodes postglaciaires, avec la durée de chacune de ces périodes. L'épaisseur moyenne est calculée à partir des 6 diagrammes complets, des tableaux II et III.

SUBATLANTIQUE : 175 cm de tourbe formée en 4.600 ans, soit 38 cm par millénaire.

SUBBORÉALE : 38 cm de tourbe, formée en 2.300 ans, soit 17 cm par millénaire.

ATLANTIQUE : 137 cm de tourbe, formée en 2.500 ans, soit 55 cm par millénaire.

BORÉAL : 57 cm de tourbe.

TABLEAU V : Zonation palynologique des temps postglaciaires (Holocène)
(*)

(27)

Phases	Date par analyse au C ₁₄	Caractéristiques palynologiques	Périodes	Types climatiques
XII	1958	Extension de la courbe des pollens non forestiers. Deux maxima de Fagus (F ₃ et F ₄ : moins de 60 %)	Subatlantique	Océanique
XI	0	Deux maxima de Fagus (F ₁ et F ₂ : plus de 60 %)	(Nach Warmezeit)	
X	—	Croisement des courbes de Fagus et des autres pollens		
		Fagus de 10 à 40 %		
	— 2650	Extension de Fagus		
IX		Présence de Fagus 2 maxima du Corylus (C ₃ et C ₄ environ 100 %)	Subboréal (Späte Warmezeit)	Continental
	— 4950	Naissance d'une courbe continue de Fagus		
VIII		Codominance de Corylus, Alnus et Quercetum Mixtum dont une phase plus chaude à Corylus (C ₂ : env. 100 %)	Atlantique (mittlere Warmezeit)	Océanique
	— 7450	Intersection des courbes de <i>Betula</i> (en régression) et d' <i>Alnus</i> (en croissance)		
VII		Dominance de Corylus (C ₁ plus de 100 %)	Boréal (Frühe Warmezeit)	Continental
VI		Dominance de Pinus		
	— 9500	Apparition d'une couche continue de Quercus, Corylus		
V		Dominance de <i>Betula</i> et Pinus dont une phase plus chaude à <i>Quercus</i> , <i>Carpinus</i> , <i>Alnus</i> , <i>Corylus</i>	Préboréal	Amélioration finale du climat tardiglaciaire

Il est remarquable 1) que pour une durée sensiblement équivalente, il s'est formé trois fois plus de tourbe à la période atlantique qu'à la période subboréale.

2) Qu'il s'est formé des épaisseurs comparables de tourbe aux périodes atlantique et subatlantique mais en deux fois moins de temps à la période atlantique qu'au subatlantique.

3) Qu'il s'est formé des épaisseurs comparables de tourbe aux périodes boréale et subboréale, mais en deux fois moins de temps à la période boréale qu'au subboréal, si on estime que l'origine des tourbières remonte au milieu de la période boréale soit vers 8.500 ans avant J. C. date qui devra être confirmée par analyse au C_{14} .

Les maxima du Hêtre (F_1 à F_4) témoignent de fluctuations climatiques d'amplitude plus faible que celle que nous venons de décrire et qui se sont manifestées au sein d'une même période climatique. Ces fluctuations ont été discernées pour la première fois en Suède par GRANDLUND en 1936. Cet auteur avait également distingué dans les couches de tourbe récentes, 4 « Rekurrenz flach » (ou surface de recurrence) correspondant chacune à la superposition d'une tourbe faiblement humifiée à une tourbe plus fortement humifiée. Le degré d'humification d'une tourbe, étant en rapport avec le degré d'humidité du climat sous laquelle elle s'est formée, GRANDLUND a été conduit à admettre 4 fluctuations climatiques qu'il a datées à partir de découvertes archéologiques.

Une de ces surfaces de récurrence, la moins marquée, semblait correspondre au « grenz horizon » de Weber, très visible dans les tourbières du Flachland allemand et les auteurs ont cru voir dans ces surfaces de récurrence, un phénomène synchrone en Europe occidentale.

Or à la suite de travaux récents, VAN ZEIST (1955) et OVERBECK (1957), il faut admettre la possibilité d'existence de surface de récurrence qui ne sont pas synchrones, d'un endroit à l'autre d'une même tourbière. D'où nécessité de préciser chaque fois, l'emplacement exact des sondages sur les tourbières étudiées.

Ces surfaces de récurrence n'ont pas encore été étudiées dans notre région.

Elles peuvent être mises en évidence par l'analyse du degré d'humification des différents horizons tourbeux selon la méthode colorimétrique d'OVERBECK et SCHNEIDER.

L'analyse d'horizons tourbeux très rapprochés (Prélèvement

tous les 2 ou 5 cm), à la fois selon les méthodes d'analyses du degré d'humification et d'analyse pollinique permettra d'établir avec précision les horizons synchrones au sein d'une tourbière.

La répétition de ces analyses sur toute l'épaisseur d'une tourbière peut mettre en évidence la périodicité des oscillations climatiques qui peut être un jour nous permettront d'extrapoler les tendances climatiques actuelles.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

1. R. et M. BOUILLENNE et Coll. S. DEFOSSEZ, Abbé Ch. DUBOIS, J. DAMBLON et A. WILLAM, *Les viviers du Plateau de la Baraque Michel*, dans *Soc. Roy. Sc. Liège. Bull.* 12-1937.
2. G. ERDTMAN, *Études sur l'histoire postarctique des forêts de l'Europe nord-ouest : III. Recherches dans la Belgique et au Nord de la France*, dans *Gest. För. Förh.* Stockholm 50, 1928.
3. F. F. FLORSCHÜTZ et Eug. L. VAN OYE, *Sur la détermination de l'âge des viviers du plateau de la Haute-Fagne Belge*, dans *Tijdschr. Kon. Nederl. Aardrijksk. Genoot.* Deel LV, 3, mei 1938.
4. F. FLORSCHÜTZ et Eug. L. VAN OYE, *Recherches analytiques de pollen dans la région des Hautes Fagnes Belges*, dans *Biologisch. Jaarboek. Dodonaëa*, zesde jaargang, 1939.
5. F. FLORSCHÜTZ et Eug. L. VAN OYE, *Recherches palynologiques dans la région des Hautes Fagnes belges*, dans *Biologisch Jaarboek. Dodonaëa*, dertiende jaargang, 1946.
6. OSVALD H., *Die Hochmoortypen Europas*, dans *Svensk. Vaxt. dallsk. Handl.* Uppsala, 1925.
7. F. OVERBECK et S. SCHNEIDER, *Mooruntersuchungen bei Lüneburg und bei Bremen und die Reliktnatur van « Betula nana L. » in N. W. Deutschland*, dans *Zeitsch. f. Bot.* 33, 1938.
8. F. PERSCH, *Zur Postglazialen Wald und Moorentwicklung im Hohen Venn.* Decheniana Bd. 104, seite 81-93, Bonn 1950.
9. M. SCHWICKERATH, *Die nacheiszeitliche Waldgeschichte der Hohen Venns und ihre Beziehung zur heutigen Vennoegetation*, dans *Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt, Neue Folge*, heft 184, 1937.

Étude Phytosociologique de la Fagne wallonne et de la Fagne de Clefay

(Structure et évolution des associations végétales
à Sphaignes dans les Hautes-Fagnes de Belgique)

PAR

M. STREEL

Assistant à l'Institut de Botanique de l'Université de Liège

Ext.Mém.Ac.Roy. Belg, Cl des Sc. 1959

Étude Phytosociologique de la Fagne wallonne et de la Fagne de Clefay

INTRODUCTION

Généralités sur la structure, la localisation et la position phytosociologique européenne des associations végétales des tourbières du plateau des Hautes-Fagnes.

La question de savoir à quelles associations végétales, les tourbières des Hautes Fagnes se rattachent, a été posée, pour la première fois, en 1931 par R. BOUILLENNE, M. BOUILLENNE-WALRAND et P. PRÉVOT à l'occasion d'une étude sur la Fagne de Clefay.

Depuis, les observations de BOUILLENNE et collaborateurs ont conduit à l'énoncé d'une conception générale des phénomènes qui régissent les tourbières du plateau de la Baraque Michel. Nous n'en retiendrons ici que les quelques données phytosociologiques. Nous reviendrons y puiser plus largement dans les chapitres ultérieurs.

« Sur le plateau de la Baraque Michel, la tourbe repose dans
» des dépressions qui marquent les flancs du plateau, sur un
» terrain d'argile blanche, très compact et imperméable. Le
» dépôt ne s'est pas fait uniformément ni avec une vitesse égale :
» l'épaisseur est d'autant plus grande que la dépression est forte.
» En effet, la tourbe s'est accumulée au centre des dépressions
» plus activement que sur les bords : elle a fini par dépasser le
» niveau de ceux-ci et a produit des mamelons considérables...
» On conçoit que dans ces conditions, aux différents endroits
» d'un mamelon tourbeux, les plantes ne se trouvent pas dans
» des conditions comparables (par rapport au niveau de l'eau
» par exemple). Ainsi donc, les tourbières sur les pentes du
» plateau, se présentent en mamelons plus ou moins vastes que

» l'on peut reconnaître de loin, à la teinte roussâtre de la végétation colonisant leur partie surélevée : il s'agit de l'association dite *Callunetum* qui comporte *Calluna vulgaris*, *Erica Tetralix* etc... (BOUILLENNE 1938).

Ailleurs (BOUILLENNE 1931), nous lisons : « La fagne de Clefay qui a gardé son caractère primitif est constituée de plusieurs tourbières en mamelons, entre lesquelles une eau abondante suinte et s'étale en nappe. Cette tourbière est recouverte d'une végétation fort homogène. Elle constitue un *Calluneto-Eriophoretum vaginati* établi sur un *Sphagnetum* formant des coussinets. *Empetrum nigrum* est exclusive de l'association, constituant ici une tourbière comme dans les régions plus boréales.

Cependant, BOUILLENNE (1938) précise : « S'il convient de les comparer aux Hochmoor par leur constitution et leur végétation, elles sont d'un type particulier, distinct de la plupart des Hochmoor nordiques, souvent formés dans des dépressions d'eau stagnante, mal drainées, et alimentées par la pluie. A la Baraque Michel, nous nous trouvons en présence de tourbières de pente alimentées régulièrement par des sources qui sont situées au sommet du plateau et dont l'eau abondante même en période de sécheresse circule à travers la tourbe et vient s'ajouter aux eaux météoriques tombées sur leurs surfaces.

Les sources se distinguent par des trainées de *Sphagnum*, portant *Narthecium ossifragum* et correspondant à des emplacements d'eau courante (BOUILLENNE, 1933).

Aujourd'hui, la découverte d'une couche à *Narthecium ossifragum* à la base de la tourbière de Fagne wallonne (STREEL, 1957) est un argument qui a renforcé la notion de tourbière de pente établie par BOUILLENNE (1933), en individualisant les tourbières ardennaises.

BOUILLENNE (1938) distingue encore le *Betuletum*, forêt claire de bouleaux, végétant naturellement sur la tourbière elle-même.

De ces quatre associations végétales, *Callunetum*, *Calluneto-Eriophoretum-Sphagnetum*, *Narthecietum* et *Betuletum*, il donne grosso modo la distribution sur une carte générale du Haut Plateau et leur évolution dans le temps, en insistant sur les alternances d'associations. « Dans beaucoup de tourbières du Haut plateau, on trouve implantées dans l'argile de base, des souches

» fossiles de chênes, mélangées d'autres espèces d'arbres qui
 » ont précédé les premiers dépôts de tourbe. Cette forêt a fait
 » place à des associations de *Sphagnum*, de Graminées, etc., dont
 » les restes en recouvrent les vestiges fossiles. Ces associations
 » de fagnes à leur tour, ont rétrogradé devant l'apparition d'une
 » forêt de bouleaux qui forme une couche très nette de troncs
 » et d'écorces à 1,50 m sous la surface actuelle de la plupart
 » des tourbières. La durée de cette forêt n'a pas dû être très
 » longue. Elle apparaît comme un accident temporaire dans une
 » végétation à climax tourbeux, car il n'y eut qu'une seule
 » génération d'arbres, la fagne ayant repris le dessus aussitôt.
 » L'apparition du *Polytricheto-Salicetum* (BOUILLENNE, 1926)
 » à la suite de l'incendie de 1911 pourrait être la réplique actuelle
 » d'un événement de même type sans que toutefois l'on puisse
 » affirmer que l'incendie est à l'origine de la forêt de bouleaux
 » anciens.

* * *

Du point de vue strictement phytosociologique, diverses
 opinions ont été émises, soit à la suite d'une étude locale (SCHWICKERATH 1937-1944), soit à la suite d'une étude plus vaste sur
 les tourbières belges (VANDEN BERGHEN 1951) ou européennes
 (DUVIGNEAUD 1943 *a* et *b*, 1949).

La comparaison de ces diverses opinions, dont plusieurs sont
 contradictoires, fait naître une certaine confusion, d'autant
 plus accentuée que des auteurs ont vu leur conception person-
 nelle de l'association végétale évoluer, principalement à la suite
 de la confrontation des travaux des écoles phytosociologiques
 Zuricho-Montpellierraine, Uppsalienne et Anglo-saxonne.

Voyons de près ce qu'ils ont écrit.

L'étude la plus détaillée de la région, sous l'angle phytosocio-
 logique est celle de M. SCHWICKERATH. Nous insisterons sur 2
 étapes des travaux de cet auteur, 1937 et 1944 : deux étapes
 qui aboutirent chacune à la publication d'un tableau de « con-
 struction de la végétation des Hautes Fagnes ».

En 1937, SCHWICKERATH considère que nos tourbières sont
 formées par un *Sphagnetum medio-rubelli*.

Les faciès les plus activement turfigènes sont la sous-associa-
 tion à *Sphagnum imbricatum* et le faciès à *Eriophorum vaginatum*.

Dans la sous-association à *Sphagnum imbricatum* les espèces dominantes sont :

Sphagnum imbricatum

Carex pauciflora

Sphagnum recurvum

Sphagnum imbricatum est le plus abondant dans l'épaisseur de la tourbière royale à partir du niveau stratigraphique 230 cm, vers le haut.

Dans le faciès à *Eriophorum vaginatum* : uniquement la Linai-grette. Ce faciès participe à la succession coussins-creux dont il est un stade transitoire.

En 1944, SCHWICKERATH scinde l'association type en trois associations : *Sphagnetum imbricati*, *Sphagnetum papilloso*, *Sphagnetum medio-rubelli*. Ce découpage résulte du contact que SCHWICKERATH prend avec les travaux des phytosociologues scandinaves tel qu'il apparaît dans SCHWICKERATH 1940 et 1941. Il distingue principalement :

le *Sphagnetum papilloso vaginetosum*,

le *Calluna Abbaustadium*, *Sphagnetum papilloso Callunetosum*,

le *Sphagnetum medio-rubelli vaginetosum*.

SCHWICKERATH souligne ainsi le rôle important joué par la sous-association à *Eriophorum vaginatum* dans le tapis des Hautes Fagnes (voir sa carte de la Fagne Wallonne).

Les autres groupements végétaux signalés par SCHWICKERATH sont moins fréquents : *Nartheцийum*, *Sphagnetum imbricati*, *Sphagnetum papilloso typicum* : *Calluna-Leucobryum Abbaustadium* des *Sphagnetum medio rubelli* ; *Erosion stadium* des *Sphagnetum medio-rubelli* : *Rhynchospora* et *Zygogonium Schlenke*.

Pour scinder l'association type, le *Sphagnetum medio rubelli* (1937) en deux composantes principales, le *Sphagnetum papilloso* et le *Sphagnetum medio-rubelli*, SCHWICKERATH (1944) se base sur l'étude bibliographique qu'il a entreprise (1940) et qui est relative aux associations végétales d'un certain nombre de tourbières européennes. Il bouleverse la classification, trop restreinte, du *Sphagnion fusci* Vlieger 1937 (LOUIS & LEBRUN (1942) pour la Belgique) et crée le *Sphagnion europeum* groupant

deux sous-alliances géographiques : le *Sphagnion atlanticum* et le *Sphagnion continentale*.

La conception de deux aires géographiques distinctes a imprégné les travaux de nombreux phytosociologues.

La valeur des espèces caractéristiques proposées par SCHWICKERATH pour différencier les deux sous-alliances, a été dénoncée par DUVIGNEAUD seulement en 1949 ; mais auparavant DUVIGNEAUD (1943, a) avait adopté la classification de SCHWICKERATH. Dans le *Sphagnion atlanticum*, il décrivait en Ardenne, le *Sphagnetum papilloso-imbricati* (JONAS 1935), caractérisé par ces deux Sphaignes. « Cette association à caractère atlantique, » répandue dans toute la Campine, forme la plupart des Hochmoor de la Baraque Michel... »

Cependant, DUVIGNEAUD (1943, b) était amené, à l'occasion d'une étude sur la dispersion d'*Empetrum nigrum* en Belgique à écrire : « Pour la fagne de Clefay, à la Baraque Michel, les choses » ne sont pas claires ; les tourbières bombées de la Baraque » Michel appartiennent principalement aux associations atlantiques *Sphagnetum papilloso* (SCHWICKERATH 1940) et *Sphagnetum gnetosum imbricati* (SCHWICKERATH 1940), (SCHWICKERATH 1937, TINBERGEN 1940).

» *Empetrum* croît-il dans une de ces associations ? ou la fagne » de Clefay est-elle un îlot de *Sphagnetum medii* et *rubelli* ? »

BRAUN BLANQUET (1947 et 1948) divise les tourbières européennes en deux ordres distincts :

1) les *Ledetalia* (NORDHAGEN 1935), groupements des tourbières des plaines de l'Europe septentrionale et orientale, des montagnes de l'Europe septentrionale et orientale et des montagnes de l'Europe méridionale ;

2) Les *Sphagno-Ericetalia* ⁽¹⁾ groupant les associations de tourbières à Sphaignes hygrophiles du domaine atlantique de l'Europe, ainsi que des associations de landes établies sur substrat tourbeux.

(1) Les *Sphagno-Ericetalia* ne sont pas synonymes des *Ericeto-Sphagnetalia* SCHWICK, 1940. En effet, le travail de SCHWICKERATH, 1940 est basé sur la comparaison de listes phytosociologiques établies par de nombreux auteurs dans les tourbières de régions européennes qui ne sont pas toutes en contact avec l'influence océanique. Ainsi les tourbières à *Sphagnetum fuscii* décrites sont, entre autres, les tourbières de plaines finlandaises (à dominance de *Ledum pa-*

Les répercussions de cet enchevêtrement de théories sur les travaux qui nous intéressent directement (ceux qui touchent aux tourbières belges) aboutissent à deux tendances opposées.

L'une, celle de DUVIGNEAUD (1949) qui détaillera les invraisemblances de la plupart des systèmes phytosociologiques établis pour la (ou les) classe(s) de tourbières (particulièrement le système proposé par BRAUN-BLANQUET) et défend une classification simplifiée pour la région eurosibérienne, dans laquelle les tourbières ardennaises forment un maillon important d'une longue chaîne d'associations végétales qui vont des tourbières irlandaises aux tourbières sibériennes.

L'autre, celle de VANDEN BERGHEN (1950), de portée plus locale, qui adopte le système établi par BRAUN-BLANQUET 1949, dans un essai sur les landes tourbeuses et tourbières bombées à Sphaignes de Belgique.

Comme DUVIGNEAUD (1949), VANDEN BERGHEN admet l'alliance *Sphagnion europeum* SCHW. 1940 (*Vaginato-sphagnion europeum* Duv. 1949) et rejette les subdivisions en *Sphagnion atlanticum* et *Sphagnion continentale*.

D'après VANDEN BERGHEN (1951), nos tourbières appartiennent « à la catégorie des tourbières bombées aplanies, (Flachochmor, OSVALD 1925) variante occidentale des tourbières » ombrogènes. D'après OSVALD 1925 et 1949, les tourbières » bombées aplanies, intermédiaires entre les tourbières bombées » vraies et les tourbières de pente de type franchement atlantique, se développent dans les régions à climat subocéanique ».

VANDEN BERGHEN décrit deux associations colonisant les assises tourbeuses d'Ardenne orientale : Le *Narthevietum ossifragi boreoatlanticum* SCHWICK. 1940, le *Sphagnetum papilloso imbricati* JONAS 1935. On doit y ajouter le *Sphagnetum medii et rubelli* SCHW. 1933, à la fange aux Mochettes à Samrée.

Il introduit le *Narthevietum ossifragi* dans l'alliance du *Sphagnion* (SCHWICKERATH, 1940, l'avait placé dans l'*Ericion*, soit parmi les landes tourbeuses), le considérant comme BOUILLENNE

lustre) et du delta du Memel, et les tourbières de basses montagnes : Harz, Rhön-Erzgebirge, Schwarzwald. Quoiqu'il ne soit pas fait mention dans ce travail, des tourbières à *Ledum palustre* de Suède orientale et des formations tourbeuses de l'URSS, il semble bien que SCHWICKERATH (1940) envisage, avec l'*Ericeto-Sphagnetalia*, l'entièreté des tourbières européennes, y compris les associations que BRAUN-BLANQUET rattache au *Ledetalia palustris*.

l'avait fait en 1933 comme un groupement faiblement turfigène, lié à une eau en circulation.

VANDEN BERGHEN précise : « Dès que l'irrigation devient » insuffisante, par suite peut-être d'une forte accumulation de » tourbe, le *Narthecietum ossifragi* est supplanté par un groupe- » ment de tourbière bombée du type *Sphagnetum papilloso-* » *imbricati*, signalé notamment par *Eriophorum vaginatum...* »

« Le *Sphagnetum papilloso-imbricati* avec une puissante activité » turfigène, se présente sous sa forme optimale dans les tourbières » bombées de l'est du district ardennais (Hautes Fagnes, Baraque » Fraiture) et rarement en Campine... ». « *Sphagnum recurvum*, » *Sphagnum magellanicum* (= *S. medium*) et *S. rubellum* accom- » pagnés souvent de *Polytrichum strictum*, dominant dans le » tapis muscinal, grossièrement mamelonné. Le *Sphagnetum* » *medii et rubelli* Schw. remplace le *Sphagnetum papilloso-* » *imbricati* dans certaines régions du secteur boréotlantique et » apparaît dans les tourbières situées immédiatement à l'est de » ce secteur... »

« Le *Sphagnetum medii et rubelli* SCHW. 1940, tel que nous le » comprenons, est une association vicariante du *Sphagnetum*, » *papilloso-imbricati* principalement différencié par l'absence » de deux espèces atlantiques, *Erica* et *Narthecium*. »

En fait, la distinction entre *Sphagnetum papilloso-* et *Sphagne-* *tum medio-rubelli* que SCHWICKERATH 1940 basait sur la présence ou l'absence de certaines espèces muscinales, VANDEN BERGHEN (1951), la reporte sur la présence ou l'absence d'*Erica Tetralix* et de *Narthecium ossifragum*. Le *Sphagnetum medio-rubelli* VANDEN BERGHEN n'est pas exactement le *Sphagnetum medio-rubelli* SCHW. 1940. Celui-ci est basé, entre autre, sur des tourbières du Flachland allemand, de Suède méridionale et de Norvège, qui portent *Erica Tetralix* et côtoient des *Narthecietum ossifragi* (OSVALD 1923, JONAS 1935 et observations personnelles).

Les associations à *Sphagnum papillosum* et à *Sphagnum medium et rubellum* sont basées avant tout par SCHWICKERATH 1940 et DUVIGNEAUD 1943 sur la dominance de ces *Sphagnum*. Suivant ce principe, deux des trois relevés qui concernent les Hautes Fagnes, publiés par VANDEN BERGHEN (1951) dans le tableau du *Sphagnetum papilloso-imbricati*, représentent en fait un *Sphagnetum medio-rubelli* SCHW. 1940.

La distinction faite par VANDEN BERGHEN ne nous paraît pas adéquate. Deux exemples illustreront notre opinion :

1. La fagne aux Mochettes (Samrée), à *Empetrum nigrum*, (dont VANDEN BERGHEN se sert pour définir le type auquel appartiennent les tourbières bombées de l'Ardenne orientale) ne porte pas d'*Erica Tetralix* (Cf. relevés de DUVIGNEAUD 1943) et est de ce fait classée dans le *Sphagnetum medio-rubelli* ; tandis que la fagne de Clefay, dans laquelle *Empetrum nigrum* a une importance comparable, est rangée dans le *Sphagnetum papilloso-imbricati* (rel. 29) à la suite de la présence d'*Erica Tetralix* (Ab. Dom. 2 à 3).

2. Les tourbières à Sphaignes suédoises du KOMOSSE (Göta-land, Suède) décrites par OSVALD et où *Erica* est fréquent (Observations personnelles) sont assimilées au *Sphagnetum papilloso-imbricati* par VANDEN BERGHEN (1951 p. 180) alors que la proportion de *Sphagnum medium* y atteint 65 % dans le complexe de régénération et *Sphagnum papillosum*, moins de 5 % (Osvald, 1923). On peut d'ailleurs y constater qu'*Erica Tetralix* y colonise même les coussins de *Sphagnum fuscum* (observation personnelle).

Nous avons insisté sur la difficulté de déterminer avec précision une conception acceptable de l'association végétale dans les Fagnes et de confronter à ce sujet les théories des écoles uppsalienne, zuricho-montpellieraine et anglo-saxonne. Nous avons vu évoluer le point de vue de SCHWICKERATH ; se transformer d'une manière sensible celui de DUVIGNEAUD. Le découpage de l'association végétale amorcé par SCHWICKERATH (1940) est érigé en théorie par DUVIGNEAUD (1946). La valeur de l'unité sociologique de l'*Association végétale* (BRAUN-BLANQUET, 1915) s'est déplacée et s'est enrichie de considérations écologiques.

« Un groupe (de plantes) qui atteint un maximum de développement et de vitalité des espèces qui le composent pour un ensemble de conditions écologiques et géographiques bien déterminées, forme le noyau caractéristique d'une association, dont, dans la plupart des cas, il fixe aussi la physionomie... »

« L'association qui se manifeste sur le terrain par sa physionomie, nous apparaît donc comme la somme d'un certain nombre de groupes écologiques intriqués les uns dans les autres, dans des conditions de milieu déterminées. »

DUVIGNEAUD (1949) réalise un début de « jordanisation » de

la phytosociologie des tourbières dans son essai de prodrome des tourbières de la région euro-sibérienne.

L'alliance *Sphagnion europeum* SCHW. est maintenue (*Vaginatosphagnion europeum* DUV. 1949) ; les sous-alliances géographiques, *Sphagnion atlantique* et *Sph. continental* sont transformées en sous-alliances écologiques :

Sous-alliance humide : *Sphagnion papilloi*,

Sous-alliance sèche : *Sphagnion medio-fusci*.

Les associations suivantes sont identifiées par DUVIGNEAUD, en Ardenne orientale :

SOUS-ALLIANCE HUMIDE : *Sphagnion papilloi*.

1. *Narthecietum ossifragi* OSVALD 1923, SCHW. 1940 : (BOUILLENNE, 1929, SCHWICKERATH, 1940, VANDEN BERGHEN, 1951).

2. *Sphagnetum papilloi boréatlantique*, CAJANDER, 1913, JONAS, 1935 : Dominance intégrale de *Sphagnum papillosum* (DUVIGNEAUD, 1943, VANDEN BERGHEN, 1951 partim).

3. *Cariceto pauciflorae Sphagnetum imbricati* OSVALD, 1923. Groupement très rare ayant peut-être la valeur d'une association. (SCHWICKERATH, 1937).

SOUS-ALLIANCE SÈCHE : *Sphagnion medio-fusci*.

4. *Vaginato-Sphagnetum recurvi-continentale* WEBER, 1902. C'est la sous-association *Eriophoreto vaginati sphagnetosum recurvi* VANDEN BERGHEN 1948 élevée au rang d'association par DUVIGNEAUD 1949. Association de tourbières en tapis ou bombées de l'Europe moyenne, avec quelques irradiations dans la province atlantique. Dominance d'*Eriophorum vaginatum* et *Sphagnum recurvum* ; *Sphagnum magellanicum*, *rubellum* et *fuscum* plus ou moins abondant.

« Elle est un constituant important des tourbières à bouleaux » de l'Ardenne, où elle est la principale station d'*Empetrum nigrum* » (DUVIGNEAUD 1949).

5. *Calluneto-sphagnetum medii* OSVALD 1923 : Bombements de *Sphagnum magellanicum*, *Sphagnum rubellum* et *S. fuscum* étayés par *Calluna vulgaris*.

« Dans l'Ardenne, qui est à la limite de la province atlantique » et de la province de l'Europe moyenne, le *Calluneto-sphagnetum* » est sporadique, souvent limité à des bombements naissants

» aux dépens des tourbières plates ou de pentes. Il existe plus » ou moins mêlé d'espèces atlantiques, dans les Hautes Fagnes (DUVIGNEAUD, 1949, p. 74).

Nous-même, tout récemment, nous avons rapproché les associations végétales d'une tourbière « intacte » près de Sourbrodt des deux associations décrites ci-dessus dans la sous-alliance sèche (DEUSE, RAMAUT & STREEL, 1957). Le *Vaginato-sphagnetum recurvi* domine la végétation de cette fagne.

Il nous paraît utile de résumer ce long préambule et de préciser ce qui suit :

1. Les étapes de la constitution de la végétation des tourbières des Hautes Fagnes sont peu claires : seuls deux ou trois profils ont été étudiés stratigraphiquement. L'extension spatiale de chacune des couches n'est pas encore esquissée. La découverte d'une couche à *Narthecium* individualise la Fagne wallonne.

2. L'association dominant la végétation des tourbières étudiées dans les Hautes Fagnes est le *Sphagnetum papillosum vaginetosum* pour SCHWICKERATH ; le *Sphagnetum papillosum eriophoretos vaginati-sphagnetosum recurvi* pour VANDEN BERGHEN. Or ces associations sont dissociées par DUVIGNEAUD, 1949.

3. La fagne de Clefay, à *Empetrum nigrum*, analysée pour la première fois en 1931 (R. et M. BOUILLENNE & PREVOT) occupe toujours une position très imprécise dans l'ensemble des associations décrites.

4. La répartition exacte et le rôle joué par *Empetrum nigrum* dans la végétation des Hautes Fagnes sont incertains.

Dans le but d'établir un schéma d'évolution de la végétation des Hautes Fagnes qui tienne compte des récentes données phytosociologiques et afin d'obtenir des résultats quantitatifs précis sur la répartition des différentes associations végétales, le professeur BOUILLENNE nous a proposé d'entreprendre l'étude comparée des deux grandes tourbières les plus fréquemment citées dans la littérature qui concerne les Hautes Fagnes : la fagne wallonne et la fagne de Clefay. Ces Fagnes sont peut-être les seules tourbières intactes existant encore et elles sont considérées comme appartenant à des associations distinctes bien

qu'elles sont séparées l'une de l'autre par 2 kilomètres à peine et qu'elles subissent, actuellement, les influences d'un même climat.

Le laboratoire de l'Université de Liège, au Mont Rigi (Sourbrodt) fut notre base de travail ; nous y avons séjourné de nombreux mois.

Nous tenons à exprimer notre profonde gratitude à Monsieur le Professeur BOUILLENNE qui, par son enseignement nous a donné le goût de l'étude de la Phytosociologie.

Nous voulons lui témoigner, ainsi qu'à Madame BOUILLENNE-WALRAND, notre vive reconnaissance pour les nombreux conseils et encouragements qu'ils nous ont prodigués, de même que pour l'indulgence et la compréhension dont ils ont toujours fait preuve à notre égard.

CHAPITRE I

ÉTUDE DU MILIEU

A. LA TOPOGRAPHIE ET LES FACTEURS ÉDAPHIQUES.

La fagne wallonne et la fagne de Clefay appartiennent au territoire de la commune de SOURBRODT. Elles comportent environ 800 hectares de fagnes ⁽¹⁾ presque entièrement tourbeuses : soit environ 665 hectares pour la fagne wallonne, 135 hectares pour la fagne de Clefay.

Elles sont adossées chacune à un point culminant du relief, le setchamps de Botrange 694 m, et celui du Pannensterz, 660 m. Un setchamps moins élevé les sépare : Clefay, 640 m. Les setchamps sont constitués de calottes de limon éolien, reposant sur le socle géologique.

Ces fagnes, particulièrement la fagne de Clefay, sont enserrées par des plantations d'épicéas dont certaines sont réalisées sur tourbière.

Le terrain que nous avons étudié (environ 1.400 hectares) déborde les limites artificielles de la fagne wallonne et s'appuie sur des éléments orographiques dont voici les éléments essentiels :

Au sud-ouest le setchamps de Botrange ; au nord-ouest les contreforts du setchamps Noïrflohay-Geitzbusch (Voir BOUILLENNE, DEUSE & STREEL, 1956) ; au nord-est, le setchamps du Pannensterz. La limite sud-est, est constituée des contreforts du Rhurbusch (632 m) (voir LEMAITRE 1957) et du vaste setchamps secondaire de Grand Oneux (644 m) qui forme avec le setchamps de Botrange, un vaste amphithéâtre dont la concavité est orientée au Nord-est.

(¹) Nous donnons au terme « fagne », son sens dialectologique : Étendue inculte, non boisée, soit sèche soit marécageuse, éventuellement tourbeuse.

Le mot dérive du Gothique « *Fani* » signifiant bourbe (d'après Jean HAUST.)

Le réseau hydrographique est principalement constitué par trois rivières : la Helle, qui se jette dans la Vesdre à Eupen, la Roer, le Schwarzbach qui se jette dans la Roer à Kalterherberg. La région étudiée est donc à cheval sur les bassins hydrographiques de la Roer et de la Vesdre. La ligne de partage des eaux correspond sensiblement à une ligne droite tirée entre Botrange, Clefay et le Pannensterz. Elle passe par deux cols, l'un entre Botrange et Clefay, à l'altitude de 621 m, l'autre entre Clefay et le Pannensterz à l'altitude de 612 m.

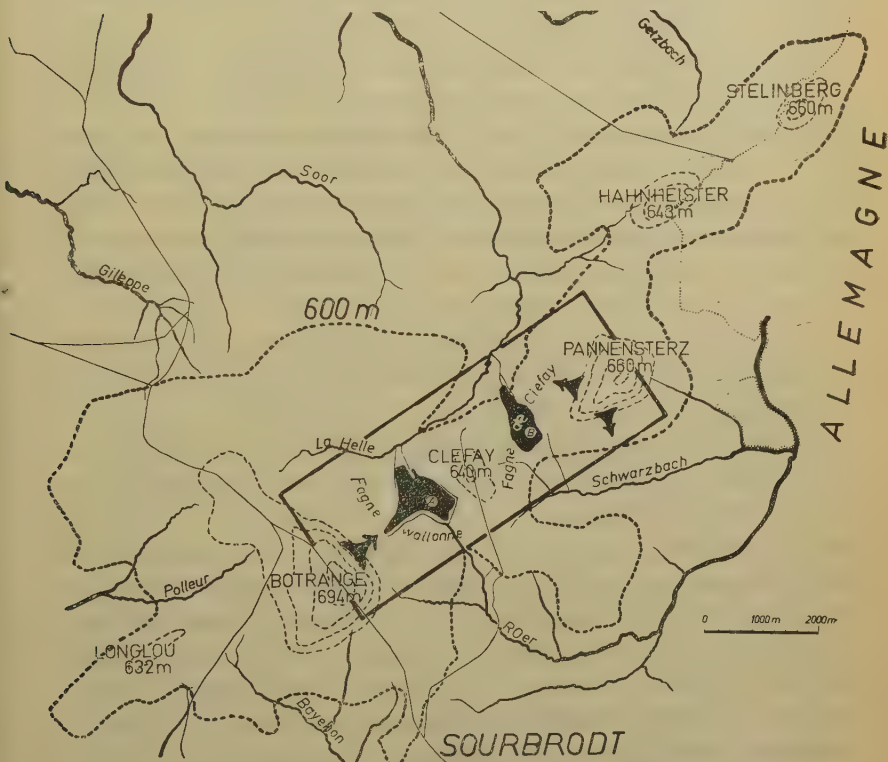


FIG. I. — Carte du Plateau des Hautes-Fagnes.

Le cadre délimite la région cartographiée (cf. Profil: Fig. XXII et Fig. XXIII).

Les taches noires, marquées A et B représentent la superficie des 2 tourbières intactes.

Les flèches indiquent la direction d'écoulement de l'eau suintant des setchamps.

Entre la calotte limoneuse de Botrange et celle du Pannensterz, de part et d'autre de Clefay, deux assises de tourbe se sont formées. Elles sont très vastes. A la suite de nombreux sondages

nous les avons circonscrites par l'isobathe externe de 50 cm (voir Fig. XXIII : carte phytosociologique). A l'extérieur de ces zones, le dépôt de tourbe lorsqu'il existe est peu épais, environ 30 cm et présente tous les intermédiaires entre tourbe et humus forestier.

Il n'apparaît aucun point de contact entre les deux assises tourbeuses. Ainsi délimitées, celle de la fagne wallonne occupe 450 hectares, celle de Clefay, 250 hectares.

Malgré leurs superficies respectives assez inégales, ces deux assises tourbeuses sont comparables. Elles ont, chacune, la forme d'une selle (sattlemoor).

Sur le flanc Nord, chacune des deux tourbières est érodée par un vallon profond où coule un ruisseau sinueux. Ce vallon s'amorce brusquement dans un mur de tourbe où l'on peut observer une érosion remontante. Cependant, en fagne wallonne, la tête de vallon se marque dans la tourbière par une dépression en forme d'hémicycle qui s'étale largement en un grand nombre de paliers résultant à la fois d'un affaiblissement de la tourbe et d'une érosion superficielle.

Le cirque ainsi formé semble correspondre à une action érosive plus récente que celle du ravin en aval du mur de tourbe. Il est parfaitement visible sur les photos aériennes.

A l'examen de la coupe (Fig. XXII), il apparaît que l'extension de chacune des deux assises tourbeuses est plus importante sur les pentes orientées au nord-est. L'assise tourbeuse de la fagne wallonne se distingue de celle de Clefay, par une extension très large sur le flanc du setchamps de Botrange. Sur ce flanc une étroite bande limoneuse (Drello) porte aujourd'hui une pessière. A la suite de l'incendie de 1911, les tourbières qui s'étendaient à l'Ouest de ce bois, ont presque entièrement disparu, faisant place à une étendue buissoneuse relevant du *Polytrichetosalicetum* (voir BOUILLENNE, 1926).

L'épaisseur du dépôt tourbeux varie selon le modelé du terrain. L'épaisseur la plus importante se trouve dans les deux cas, au creux du col, soit 5,60 m en fagne wallonne à l'altitude 621 m ; 4,40 m en fagne de Clefay à l'altitude 612 m.

Le profil de la partie centrale de la tourbière de fagne wallonne a été dessiné par TINBERGEN (1940). Le profil SO-NE (b, b) traverse la tourbière centrale dans la partie la plus évasée du col. Sa surface y est considérée comme plane.

Des visées au clisimètre, nous permettent cependant de considérer qu'en réalité cette surface n'est pas rigoureusement plane. Au moins à la périphérie NE il existe une zone surélevée de 50 cm à 1 m par rapport au niveau de la partie centrale. Il en est de même au flanc du setchamps de Clefay (voir carte générale).

De toute manière, ces profils (de même que celui de BOUILLENNE, 1938, en fagne de Clefay), montrent de vastes assises tourbeuses non mamelonnées.

En périphérie, par contre, on trouve de petites tourbières de pente établies dans des cuvettes peu profondes (BOUILLENNE 1933) et aisément repérables sur le terrain :

En fagne wallonne :

1. Non loin du sommet sur le setchamps de Botrange (alt. 685 m).
2. Sur le flanc nord-est de ce setchamps en Fagne Rasquin.
3. Sur le flanc nord-est du setchamps du grand Oneux.

En fagne de Clefay :

1. Non loin du sommet sur le setchamps de Clefay (alt. 620 m.) (alt. 625 m).
2. Sur le flanc sud-est de ce setchamps.
3. Sur le flanc sud-ouest du setchamps du Pannensterz, (alt. 625 m.)

Le sous-sol de ces tourbières est le socle révinien de la Haute Ardenne, recouvert d'une couche imperméable d'argile blanc-grisâtre (voir sondages de BOURGUIGNON en fagne wallonne, 1953, p. 48).

BOUILLENNE (1933) a montré que les setchamps limoneux ont le même sous-sol imperméable que les tourbières.

La nappe phréatique, dans le limon du setchamps, donne naissance à de nombreuses sources affleurant en lignes de suintement parallèles à certaines courbes de niveau et correspondant aux endroits où affleurent les argiles imperméables. Cette eau alimente les petites tourbières soligènes que nous venons d'énumérer.

Selon TINBERGEN, 1940, les parties centrales des tourbières dépendent surtout de l'eau de pluie, du fait que leur surface est plus grande que celle des setchamps qui alimentent les sources.

BOUILLENNE (1937) proposait de considérer dans les tourbières, deux nappes aquifères : l'une dans la couverture végétale, l'autre dans la tourbe sous-jacente. Les altérations provoquées par l'homme dans ces deux nappes entraînent des modifications dans la composition du tapis végétal, dans le régime des sources et des ruisselets d'érosion. Nous serons amené à en parler plus loin.

EN RÉSUMÉ, la fagne wallonne et la fagne de Clefay appartiennent à deux assises tourbeuses distinctes. Chacune de ces deux assises a la forme d'une très vaste selle. En périphérie, il existe des petites tourbières en lentilles biconvexes, dont la caractéristique est d'être alimentées par les sources qui suintent des crêtes (setchamps limoneux). Les deux massifs tourbeux sont sensiblement comparables. Seule l'extension beaucoup plus importante de la tourbière sur le versant NE de Botrange différencie la fagne wallonne, de la fagne de Clefay.

B. LE CLIMAT RÉGIONAL.

Les caractéristiques du climat de la Baraque Michel ont été étudiées par PONCELET (1938, 1947) à partir des observations faites à la Station météorologique de Botrange, des mesures plus anciennes prises à la Baraque Michel et des observations de P. POLIS, (1901-1902).

Au sein du climat de l'Ardenne qui est frais et pluvieux, celui des Hautes Fagnes se distingue par des précipitations accentuées : la lame d'eau annuelle (pluie et neige) y atteint une hauteur moyenne de 1.400 mm (avec des extrêmes de 1.000 et 1.800 mm, un maximum de pluies en juillet) et par une température moyenne relativement basse : elle oscille autour de 7° C.

Il peut s'écouler un mois entier sans que la température maximum dépasse 0° C (5/12/50 au 4/1/51). Des minima de l'ordre de — 20° C ne sont pas rares au sol. Des minima de — 34° C (février 1956) ont été relevés à la Station météorologique de Botrange, tandis qu'en plein été, la température peut encore souvent descendre sous 0° C. Les jours de brouillards sont très nombreux : 105 à 110 jours en 1955 et 1956. Ils sont plus fréquents d'octobre à janvier (plus de dix jours par mois) mais se présentent toute l'année.

Les vents dominants (S.O.) sont en général des vents de pluie.

Les chutes de neige s'étendent d'octobre à avril ; les gelées au sol de septembre à mai.

Le climat des Hautes Fagnes a donc des étés plus frais et des hivers plus rudes que le climat moyen ardennais. BOUILLENNE (1933 et 1938, p. 106) émet l'hypothèse que la présence de vastes tourbières serait, pour une part, responsable de cette rigueur plus grande que celle à laquelle on s'attend. D'après PONCELET, elle correspondrait à une altitude de 900 m.

Les tourbières des Hautes Fagnes portent un certain nombre d'espèces arctiques, alpines, ou arctiques-alpines, L. FRÉDÉRICQ (1904) : *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Viola palustris*, *Trientalis europea*, auxquels il convient d'ajouter *Sphagnum fuscum* et *Sphagnum fimbriatum*. La plupart de ces espèces y atteignent leur plus grande extension ardennaise et leur présence est liée aux conditions écologiques développées par les tourbières acides (BOUILLENNE, 1938). Ces tourbières sont plus vastes sur les Hautes Fagnes que partout ailleurs en Ardenne ; elles occupent environ 55 % de la surface du Plateau de la Baraque Michel.

La flore forestière présente « une tonalité montagnarde et » centro-européenne : *Calamagrostis arundinacea*, *Centaurea montana*, *Knautia silvatica*, *Ranunculus platanifolius*, *Senecio Jacquinianus*, *Meum athamanticum*, *Geranium silvaticum* qui » s'atténue ou manque ailleurs ». « Ce caractère orophile et continental va de pair avec un renforcement apparent de l'élément » atlantique ainsi que le pense VANDEN BERGHEN (1951) : » *Erica Tetralix*, *Narthecium ossifragum*, *Gentiana pneumonanthe* et *Carex binervis*, propre aux tourbières et aux landes » tourbeuses » (NOIRFALISE, 1956).

Les microclimats de la Fagne wallonne et de la Fagne de Clefay ne doivent pas différer beaucoup les uns des autres, ni s'écarter de part et d'autre du climat régional ; toutefois, à la lumière des travaux de TINBERGEN (1940) effectués en Fagne wallonne, on sait que le microclimat à la surface de cette tourbière est différent principalement sous l'angle des échanges thermiques sol-air, de celui du Setchamps de Botrange qui la domine.

R. BOUILLENNE (1938) a envisagé l'éventualité de l'évolution du climat des Hautes Fagnes dans le sens d'un assèchement, à la suite de l'action de l'homme sur le tapis végétal.

C. L'INTERVENTION HUMAINE.

Dans une publication récente, BOUILLENNE, DEUSE et STREEL (1956), ont analysé les événements qui se sont succédés sur le territoire d'une fagne située sur le versant NO du Setchamps Noir Flohay-Geitzbusch, Fagne des Deux Séries dont l'étendue, environ 800 hectares correspond approximativement à celle des deux tourbières que nous étudions. Les conclusions de ce travail sont, dans leur grande ligne, valables pour la fagne wallonne et la fagne de Clefay.

1. L'occupation humaine a existé à l'époque préhistorique.

Rappelons que le « vivier Fagnoul », situé en fagne wallonne, non loin de Drello, a été l'objet d'une étude palynologique destinée à dater celui-ci (FLORSCHUTZ & VAN OYE, 1938). Cette étude a confirmé les résultats précédents de BOUILLENNE et Coll. (1937).

2. La Via Mansuerisca passe sur le flanc de Botrange.

Cette voie romaine (Abbé J. BASTIN, 1934) a été abandonnée vers l'an 600 après J. C.

3. L'exploitation de la fagne est très ancienne et s'est poursuivie jusqu'à nos jours (Ab. J. BASTIN, 1924). Elle s'est développée sous plusieurs aspects : utilisation de la tourbe, fauchage du foin et de la bruyère, paturage sur les landes. L'exploitation de la tourbe a débuté au XVI^e siècle (Ph. GÉRARD, 1951) et s'est étendue sur de vastes territoires ainsi que le montre la carte actuelle.

4. La double politique de captage d'eau et de plantation d'épicéas amorcée à la fin du XVIII^e siècle s'est amplifiée considérablement. La carte de FERRARIS (1772) a été établie peu avant que se fassent sentir sur le terrain, les premiers effets de cette politique. Par la comparaison avec la carte actuelle, on peut se rendre compte par exemple, de l'évolution qui s'est produite dans le réseau hydrographique. Ainsi les cours supérieurs de la Roer et du Schwarzbach, représentés sur la carte de FERRARIS ne correspondent pas aux cours actuels. La Roer supérieure est devenue un fossé d'évacuation de l'eau suintant de la tranche d'exploitation de la tourbière de la Fagne wallonne. Ce fossé est artificiel. Il en est de même en fagne de Clefay quoi-

que la tranche d'exploitation de la tourbière qui dessert indirectement le Schwarzbach y soit moins impressionnante. Nous avons constaté le même fait à la naissance de la Soor. (BOUILLENNE, DEUSE et STREEL, 1956).

La vidange des fossés d'exploitation a nécessité le creusement progressif d'un intense réseau de drains dont les effets sur la végétation ont été dénoncés souvent par BOUILLENNE (1938 et 1954).

En périphérie des deux tourbières, des plantations d'épicéas ont été installées avec les travaux préalables d'assèchement qu'elles réclament. A la partie ouest de chacune des deux tourbières, ces plantations empiètent sur une épaisse couche de tourbe mais les épicéas y poussent très mal.

Le creusement de drains a modifié, partout, profondément le système naturel de l'eau en bordure de la calotte limoneuse épaisse des setchamps : soit que les sources aient été ouvertes, soit qu'elles aient été captées pour les besoins en eau des villages voisins, telles les sources qui jaillissent, au lieu dit « Han de Souc » dont le captage date au moins de 1615 et qui viennent d'être canalisées en avril 1957.

Nulle part, dans ces fagnes, il n'est possible de trouver un contact entre tourbière et setchamps qui ne soit pas interrompu par quelques drains. Nulle part il n'est possible d'y trouver un contact non altéré entre une tourbière intacte et un faciès forestier, en place.

5) A ces diverses actions de l'homme sur la fagne, il faut ajouter le rôle, non négligeable, des incendies. Sous leur forme aiguë, caractérisée par la combustion de la tourbe durant de nombreuses semaines, ils entraînent la disparition d'importante assises de tourbe ; autour de Drello, en 1911 par exemple (voir BOUILLENNE, 1926).

Cependant de tels incendies sont rares. Les incendies superficiels sont fréquents. Il s'en produit chaque année et l'on peut estimer qu'à l'exception d'endroits très mouillés, toutes les fagnes ont brûlé. Ces incendies d'herbes favorisent, en fonction de leur intensité, une végétation pyrophytique : à base de *Molinia coerulea* en touradons, *Deschampsia flexuosa*, des coussins de *Polytrichum commune*, *Dicranella heteromalla*, etc... (DEUSE, RAMAUT & STREEL, 1957).

La carte publiée par BOUILLENNE (1926) montre l'importance de l'extension de *Polytrichum commune*, associé à *Salix cinerea* sur les parties incendiées en 1911. Il y eût aux mêmes endroits, immédiatement après le feu, une extraordinaire autant que temporaire végétation d'*Epilobium spicatum*.

Dans la fagne wallonne, l'incendie de 1911, qui se propageait depuis les « Trous Brouly » a diminué d'intensité, après avoir dépassé Drello, se transformant en un feu courant, sur la tourbière. Il fut arrêté par un fossé creusé en hâte sur le flanc du setchamps de Clefay. Les parties profondément atteintes se couvrirent de *Polytrichum commune*; la partie centrale de la tourbière a été préservée et sa végétation a repris normalement.

* * *

La somme de toutes les altérations du milieu originel a contribué, au cours des siècles, à faire des Hautes Fagnes en général et des fagnes wallonnes et de Clefay, en particulier, un paysage sauvage certes, mais où l'œil exercé reconnaît presque à chaque pas l'influence humaine.

Dans chacune de ces fagnes, seules les zones centrales présentent des faciès végétaux « vierges » : 80 hectares au total, soit environ 10 % de la surface tourbeuse ;

Ces deux zones que nous appellerons « intactes », sont caractérisées par l'absence de *Molinia coerulea*. Partout ailleurs, cette plante est présente, le plus souvent abondante et exclusivement représentée si le sol a été préparé pour une plantation d'épicéas (drains tous les cinq mètres). Là où *Molinia* n'est pas dominant, la végétation à Sphaignes peut présenter des vestiges intéressants.

Dans les parties intactes des deux tourbières la tourbe est complètement imbibée d'eau météorique. Il n'y a pas de rupture de contact entre la nappe aquifère existant dans la végétation et la nappe aquifère de la tourbière. L'eau qui a pénétré s'élimine lentement hors de la tourbière à la périphérie de celle-ci par des suintements nombreux, parfois même, par de petits tunnels (BOUILLENNE, 1955).

EN RÉSUMÉ, l'influence humaine a sévi avec une intensité remarquable et sensiblement équivalente sur les deux fagnes. Elle a cependant laissé au centre de chacune des deux assises tourbeuses, un îlot réduit de végétation naturelle.

Ces parties centrales, imbibées d'eau météorique, sont symétriquement érodées au nord par un ruisseau qui creuse profondément la tourbe et qui se jette dans la Helle.

Les parties intactes sont cernées par un réseau complet de drains qui les isolent, entièrement, à notre avis, de toute influence des eaux provenant des sources des setchamps.

Ailleurs, des vestiges de végétation à Sphaignes, encombrés de *Molinia coerulea*, subsistent.

CHAPITRE II

ÉTUDE DE LA VÉGÉTATION DES PARTIES CENTRALES « INTACTES » DES DEUX TOURBIÈRES

La végétation de la fagne wallonne et celle de la fagne de Clefay sont insuffisamment et contradictoirement décrites.

Cependant, il apparaît dans la littérature *que les associations végétales qui en couvrent les parties intactes sont différentes d'une tourbière à l'autre.*

L'étude du milieu en fagne wallonne et en fagne de Clefay, montre apparemment une *similitude complète des zones centrales intactes, sous les aspects topographique, microclimatique et anthropique.*

En ce qui concerne le tapis végétal, nous appliquerons aux deux tourbières les mêmes techniques d'observations s'inspirant des considérations suivantes :

1) La conception de l'association végétale qui nous a paru la plus complète et la mieux adaptée à l'étude des tourbières, est celle de P. DUVIGNEAUD (1946).

2) Nous avons tenté l'identification des différents biotopes qui constituent le tapis végétal. Les carrés d'essai dont la surface de départ est 1 m^2 , ont été éventuellement élargis jusqu'à rencontrer la totalité des espèces présentes. L'importance des espèces est évaluée suivant le système classique de BRAUN-BLANQUET.

3) Les niches écologiques ne peuvent pas toujours être discernées facilement. Il est parfois nécessaire de recourir à la méthode des transects. Il s'agit de pratiquer à travers le tapis végétal et le substrat de tourbe, une tranchée plus ou moins profonde dont la paroi verticale met en évidence la nature des espèces ayant vécu à la même place précédemment, les ondulations du terrain et en rapport avec celles-ci, divers types de conditions écologiques. La répétition de ces ondulations, les fait apparaître comme des

maillons d'une chaîne appelée « Catena ». A chaque répétition, nous avons retrouvé les groupes écologiques homologues et nous avons ainsi pu nous assurer de la réalité de leur identification.

1. ASPECTS PHYSIONOMIQUES.

Dès le premier contact avec les parties centrales « intactes » des deux tourbières, on est tenté d'y distinguer deux aspects principaux de végétation : d'un côté dominant les touradons de Linaigrettes, de l'autre, cette plante, moins abondante, est éclipsée par des plages polychromes de Sphaignes et de Narthécies.

Dans le premier cas uniquement, il est fréquent d'observer la présence de Bouleaux et de semis naturels d'Épicéa. Quoique les limites entre ces deux zones soient nettement perceptibles toute l'année, sur les deux tourbières, elles s'aperçoivent particulièrement bien lorsque les soies de la linaigrette s'étalent. Nous appelons, la première zone, tourbière blanche ; la seconde, tourbière colorée.

L'analyse phytosociologique par relevés, réclame la délimitation préalable de surfaces écologiquement homologues. Au sein des tourbières blanches ou colorées, des subdivisions peuvent être faites. Mais il est nécessaire de les asseoir sur une base, statistiquement suffisante.

Dans ce but nous avons effectué un relevé sommaire dans un grand nombre de carrés de 2×2 mètres, se succédant tous les 20 pas, en travers de chacune des tourbières « intactes ». Nous avons noté les différentes espèces de Sphagnum avec leur coefficient d'abondance-dominance respectif. En regard, nous avons tracé l'extension de chaque type de structure, ainsi que celle de quelques espèces, qui, au premier coup d'œil ont apparu localisées dans certaines parties des deux tourbières. (Voir tableaux des lignes d'inventorisation). (Fig. II *a* et *b*).

	1	2	3	3	3	2	2	2	2	1	1	1	+	3	3	3	3	3	3	3	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Sphagnum medium	1	3	3	3	3	2	2	2	2	1	1	1	+	3	3	3	3	3	3	3	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Sphagnum papillosum	3	2	1	1	1	2	2	2	2	3	2	1	1	3	1	3	3	3	3	3	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Sphagnum palustre	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	1	1	1	3	1	3	3	3	3	3	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Sphagnum rubellum	+	+	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	3	1	3	3	3	3	3	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Sphagnum molluscum	-	-	-	-	+	-	-	-	-	1	1	1	1	3	1	3	3	3	3	3	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Sphagnum recurvum	-	-	-	-	2	3	3	3	3	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Sphagnum cuspidatum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Sphagnum compactum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Sphagnum fimbriatum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Sphagnum subsecundum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Sphagnum imbricatum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Scirpus caespitosus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Narthecium ossifragum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Rhynchospora alba	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Large coussins	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Cespites	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Lapis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23

[illegible]

FIG. IIIb — Tableau de la ligne d'inventorisation en Fagne de Clefay.

Ligne SE-NO en travers de la tourbière. — 50 observations à intervalles : 20 mètres.

[illegible][illegible]

Nous distinguerons plusieurs aspects physiologiques.

Dans la tourbière blanche :

1) Les cespites d'*Eriophorum vaginatum* sont vigoureux (trait épaissi) et portent *Empetrum nigrum* (relevé 1 et transect 3) ⁽¹⁾.

2) Les cespites d'*Eriophorum vaginatum* quoique dominants, sont moins denses et entourent quelques coussins de *Sphagnum* (surtout *Sphagnum medium* et *Sphagnum rubellum*) marquant une transition avec la tourbière colorée (relevés 3 et 4, transects 2 et 4) *Empetrum* est moins abondant. *Aulacomnium palustre* y paraît localisé.

Dans ces deux zones, *Sphagnum recurvum* est très abondant.

3) Les cespites d'*Eriophorum vaginatum*, quoique dominants, sont moins denses et enserrant des tapis de *Sphagnum*, tribu *Cymbifolia*, surtout *Sphagnum papillosum*. Il n'y a pas d'*Empetrum nigrum*, mais quelques coussins de *Polytrichum strictum* (relevés 6 et 7 et transects 9 et 10).

4. Les cespites d'*Eriophorum vaginatum* sont vigoureux, en mosaïque avec des plages buissonneuses de *Vaccinium uliginosum*. Ces plages, assez dispersées n'ont pas été rencontrées par les lignes d'inventorisation (relevé 2 et transect 1).

Dans la tourbière colorée :

1. *Sphagnum medium* ou *Sphagnum papillosum* forme de très larges coussins (relevés 5 et 8, transects 5 et 6).

2. *Sphagnum* en tapis (surtout *Sphagnum papillosum*) enserrant des « Schlenken ». Cette zone correspond à l'extension de *Scirpus caespitosus*. Les « Schlenken » sont plus étendus dans les zones, d'ailleurs assez restreintes, où *Rhynchospora alba* est représenté (relevé 10 et transect 7).

3. *Sphagnum* est dominé par les plages denses de *Narthecium ossifragum*. Dans ce cas, la tourbe dont la surface est en pente forte, est érodée. Les plages sont orientées dans le sens de la pente (relevé 9 et transect 8).

Les lignes d'inventorisation permettent de nous faire une première idée de la composition sociologique des deux tourbières.

(1) Pour les relevés correspondants, voir Tableau, fig. III. Pour les représentations des transects, voir Fig. VII, VIII et IX et légende, p. 59.

	<i>Fagne wallonne</i>	<i>Fagne de Clefay</i>
<i>Sphagnum recurvum</i>	77 % des relevés	100 % des relevés
<i>Sphagnum papillosum</i>	97 % » »	64 % » »
<i>Sphagnum medium</i>	73 % » »	60 % » »
<i>Sphagnum rubellum</i>	24 % » »	26 % » »
<i>Sphagnum molluscum</i>	48 % » »	14 % » »
<i>Sphagnum fuscum</i>	— » »	6 % » »
<i>Sphagnum imbricatum</i>	34 % » »	4 % » »
<i>Sphagnum palustre</i>	50 % » »	4 % » »
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	12 % » »	8 % » »
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	2 % » »	10 % » »
<i>Sphagnum compactum</i>	3 % » »	—
<i>Sphagnum subsecundum</i>	2 % » »	—

Ces aspects de végétation ont entre eux des limites suffisamment précises pour être dessinés, à l'aide de photographies aériennes, à l'échelle du 1/10.000^e (soit 1 mm = 10 mètres). Cependant, nous nous proposons de n'envisager leurs dispersions respectives sur les deux tourbières, qu'après avoir analysé leur structure.

2. ANALYSE DES ASPECTS PHYSIONOMIQUES PAR RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES.

Tant en fagne wallonne qu'en fagne de Clefay, les surfaces que nous venons de délimiter ont fait l'objet de relevés phytosociologiques.

Au total, nous avons réuni 10 relevés dans le tableau Fig. III (rel. 1 à 10). Ils expriment chacun la composition phytosociologique de l'entièreté d'une surface physionomiquement précisée.

Dans chaque colonne des relevés, nous indiquons la surface qu'il a été nécessaire de parcourir pour obtenir la liste complète des espèces.

Voici la manière dont nous avons constitué les tableaux phytosociologiques. La liste des espèces est scindée en 3 parties :

1) Un certain nombre d'espèces sont présentes dans la majorité des relevés et sont affectées partout de faibles coefficients d'abondance-dominance. Étant donnés le large coefficient de présence de ces espèces et le faible coefficient d'abondance de chacune d'elles, on peut estimer qu'elles caractérisent un milieu tourbeux

stabilisé et ne permettent pas de distinguer des groupements très particuliers. Elles amènent ainsi à concevoir l'existence d'une unité phytosociologique supérieure à celle plus simple d'une association végétale.

2) Parmi les autres espèces, un certain nombre peuvent être *groupées* en considération du fait que leurs coefficients d'abondance-dominance, (forts ou faibles selon les espèces), sont localisés dans quelques relevés seulement. Nous avons mis en caractère gras, comme étant importants, les coefficients élevés d'abondance-dominance et de sociabilité parce qu'ils traduisent la vitalité de l'espèce considérée et qu'ils sont l'expression de conditions écologiques favorables. Nous avons rapproché l'une de l'autre les colonnes des relevés dans lesquelles les coefficients d'une même espèce sont importants. Nous avons rapproché également dans la liste des espèces celles qui, dans un même relevé, ont des coefficients d'abondance-dominance élevés ainsi que de sociabilité. Cette double disposition permet de constater que des espèces apparaissent dans le tableau avec des caractéristiques d'abondance-dominance et de sociabilité semblables. Ces coefficients sont encadrés. Un certain nombre d'associations végétales se détachent ainsi.

3) En ce qui concerne les autres espèces, elles sont représentées seulement dans quelques relevés et n'apportent guère quant à présent, d'indications suffisantes sur leur valeur phytosociologique.

* * *

FIG. III. — *Tableau des relevés dans les tourbières « intactes ».*
Fagne wallonne et Fagne de Clefay (Relevés 1 à 14).

N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Altitude	610m	610m	612m	622m	612m	610m	620m	625m	620m	622m	622m	622m	622m	622m	450m	800m	800m	800m	800m	800m
Surface relevée (en m ²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	5	10	100	10	10
Recouvrement de la strate sous-arbustive (%)	5	80	10	15	20	5	—	5	10	15	—	—	—	5	—	—	80	30	—	—
Recouvrement de la strate herbacée (%)	80	15	90	90	80	80	80	70	90	85	25	80	60	40	75	60	100	90	35	10
Recouvrement de la strate muscinale (%)	60	80	90	90	90	80	60	100	70	85	95	50	90	100	100	100	80	90	100	60
Exposition :	N/3°	N/3°	N/2°	N/1°	—	SE/3°	N/3°	—	NO/8	—	—	55	55	—	S/12	NO/5	—	N/2°	—	—
Épaisseur de la tourbe (en dm)	25	15	35	25	40	20	25	25	30	55	—	55	55	55	4	4	80	15	60	60
Caractéristiques d'unités supérieures à l'association.																				
Oxycoocus quadripetalus (S.m.)	1 2	—	2 2	2 2	2 2	2 2	1 2	1 2	+	1 2	+	+	—	+	—	2 2	2 2	2 2	+	—
Andromeda polifolia	+	—	2 1	1 1	1 1	+	—	1 1	1 1	1 1	+	+	1 1	1 1	—	—	+	2 1	—	1 1
Eriophorum polystachium	1 1	—	3 1	1 1	2 1	2 1	2 1	2 1	3 1	3 1	1 1	3 1	2 1	2 1	3 1	2 1	—	—	—	—
Odontoschisma Sphagn.	+	—	1 2	1 2	2 2	2 2	3 2	3 2	1 2	1 2	—	1 2	1 2	2 2	+	1 2	1 2	—	2 2	—
Cephalozia conniens	6	—	—	—	+	+	—	1 2	—	+	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—
Cephalozia bicuspidata	1 2	+	+	+	+	+	—	+	1 2	+	—	—	—	+	—	—	—	—	1 2	—
Cephalozia elachista	—	2 2	—	—	+	—	1 2	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Calypogeia sphagnetola	1 2	1 2	+	1 2	+	—	—	+	+	+	—	+	+	+	—	—	2 2	—	—	—
Gymnocolea inflata	—	—	—	—	+	—	1 2	+	+	1 2	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
Lepidozia setacea	—	—	+	—	—	1 2	—	—	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
Lepidozia ventricosa	—	—	—	—	+	—	—	—	1 2	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—

N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Caractéristiques des associations et sous-associations.</i>																				
Eriophorum vaginatum	4.4	2.3	4.4	4.3	3.2	3.3	3.3	3.2	2.2	2.2	—	—	—	1.2	—	—	3.2	3.3	2.2	1.3*
Sphagnum recurvum	3.3	2.4	1.2	3.4	3.2	2.2	2.2	3.2	2.2	2.2	—	1.2	3.2	—	2.2	3.4	—	4.5	—	—
bor. Empetrum nigrum (S.s.a.)	—	1.3	1.2	2.2	2.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.3	1.3	—	—
» » (S.h.)	3.4	—	2.2	1.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.3	3.2.2	—	—
atl. Narthecium ossifragum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
atl. Sphagnum imbricatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
atl. Sphagnum papillosum	+	1.2	—	—	1.2	1.2	2.2	3.2	2.2	3.3	—	—	3.2	1.2	2.2	1.2	—	—	—	—
Drosera rotundifolia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.1	1.1	1.1	1.1	—	—	1.1	+
Scirpus caespitosus sb.sp. germanicus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.2	3.2	1.2	+	—	—	—	—
Sphagnum mollicum	—	—	—	—	—	1.2	—	—	—	—	—	2.2	—	—	2.4	—	—	—	—	—
Sphagnum medium	+	+	2.3	3.2	3.3	+	—	2.2	1.2	2.3	—	—	—	1.3	—	—	—	—	3.5	+
Sphagnum rubellum	—	+	2.2	1.3	2.3	1.2	—	—	—	—	—	—	—	—	3.2	1.2	1.2	4.5	—	—
bor. Sphagnum fuscum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.3	—	—	—
Rhynchospora alba	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sphagnum cuspidatum	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sphagnum cuspidatum Var. plumosum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.2	—	—	—	—	—	1.4
Sphagnum cuspidatum Var. plumosum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.5
Drepanocladus uncinatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Drepanocladus fluitans	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Drepanocladus exannulatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.4*
Zygogonium Ericetorum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.2
Betula pubescens (S.a.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» » (S.a.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» » (S.s.a.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» » (S.h.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
bor. Vaccinium uliginosum	—	4.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Vaccinium Myrtillus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Parnelia physodes (epiph.)	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Differentielles d'autres associations et compagnes

Calluna vulgaris (S.s.a.)	1.2	—	3.3	3.3	2.2	1.2	1.2	+	3.2	+	—	—	—	—	—	—	1.2	—	—	—
Calluna vulgaris (S.h.)	—	1.2	—	—	1.2	—	—	—	3.2	—	—	—	—	2.2	3.2	3.2*	—	—	—	—
Entodon Schreberi	1.2	—	+	1.2	1.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.2	—	2.1	—
atl. Erica Tetralix	+	1.2	1.2	1.2	2.2	3.2	3.2	—	3.2	—	—	—	—	3.2	3.2	—	3.2	—	+	—
Polytrichum strictum	+	1.2	3.2	1.2	2.2	2.3	2.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Polytrichum commune	1.2	1.2	—	+	+	—	+	—	1.2	+	—	—	—	—	—	—	1.2	—	+	—
Pinus silvestris (S.a.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pinus silvestris (S.s.a.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Picea excelsa (S.a.)	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Picea excelsa (S.s.a.)	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

	26 / 8 / 54	Relevés où il n'est
11. (10.069) Robertville, Fagne Wallonne, zone 7	28 / 7 / 54	tenu compte que
12. (10.050) Robertville, Fagne Wallonne, zone 7	4 / 8 / 53	des « Schlenken ».
13. (8.847) Robertville, Fagne Wallonne, zone 7		

Les numéros entre parenthèses correspondent aux numéros d'enregistrement, dans la documentation du Centre de Cartographie phytosociologique, des relevés faits par l'auteur à la Station scientifique du Mont Rigi.

Rel. 15: *Quercus pedunculata* +, *Blechnum spicant* +, *Pteris aquilinum* +, *Nardus stricta*.

Les 4 premiers relevés montrent la dominance incontestable d'*Eriophorum vaginatum* et *Sphagnum recurvum*. La sociabilité d'*Eriophorum vaginatum* y est parallèlement fort élevée. Nous pensons qu'il est permis d'établir le groupement de ces deux espèces comme pivot d'une association végétale unique : le *Vaginato-sphagnetum recurvi* dont le relevé 1 fixe la composition, et de ne pas élever chacune d'elles au niveau d'espèces caractéristiques d'unités phytosociologiques supérieures.

La forme typique de cette association est caractérisée par la dominance de la strate herbacée sur la strate muscinale. De plus, *Empetrum nigrum* y est le plus abondant. Nous confirmons donc le point de vue de DUVIGNEAUD (1949) suivant lequel le *Vaginato-sphagnetum recurvi* est la principale station d'*Empetrum nigrum* dans nos régions.

Le relevé 2 montre sensiblement la même composition floristique que le relevé 1, mais la strate herbacée y est étouffée sous une strate de buissons de *Vaccinium uliginosum*, c'est le *Vaginato-sphagnetum recurvi vaccinietosum uliginosi*.

Dans les relevés 3 et 4, la strate muscinale prend plus d'importance à mesure que la surface du sol devient horizontale. Elle est constituée de *Sphagnum medium* et *S. rubellum*. Nous y avons trouvé aussi *Sphagnum fuscum*. Ce sera le *Vaginato-sphagnetum recurvi sphagnetosum medio-rubelli*.

Le relevé 5 où la pente du terrain est nulle, montre une prédominance de la strate sphagnale (*Sphagnum medium* et *S. rubellum*) sur la strate herbacée : *Sphagnetum medio-rubelli vaginetosum*.

Sphagnum papillosum, *S. molluscum*, *Scirpus caespitosus* ssp. *germanicus* (localement *Sphagnum imbricatum* et *Drosera rotundifolia*) caractérisent les relevés 7 à 10. Ils constituent un *Sphagnetum papillosum*.

Cependant aucun des relevés n'apporte un exemple typique de cette association. Ces relevés doivent en fait être rattaché au *Sphagnetum papillosum vaginetosum*, sous-association dont la forme est fixée par les relevés 6 et 7.

Les relevés 8 et 10 précisent la composition d'une sous-association à *Sphagnum medium* : *Sphagnetum papillosum vaginetosum medii*.

Dans les relevés 9 et 10, l'abondance de *Narthecium ossifragum* doit être soulignée. Elle constitue une zone présentant une

mosaïque de tapis ou de coussins de Sphaignes, et de « Schlenken ». Les relevés 11 à 13 proviennent de l'analyse de ces « Schlenken » ; le relevé 14 donne l'analyse des coussins.

Les « Schlenken » sont colonisés par une association subaquatique à *Rhynchospora alba* et *Zygogonium Ericetorum*, dont le relevé 12 fixe la composition : celle du *Rhynchosporetum albae*.

La colonisation du plan d'eau par les tapis des Sphaignes se fait de deux manières : par *Sphagnum molluscum* : *Rhynchosporetum albae sphagnetosum mollusci* (rel. 11) ; par *Sphagnum recurvum* : *Rhynchosporetum albae sphagnetosum recurvi* (rel. 13).

Les coussins (rel. 14) sont formés d'un *Sphagnetum papillosum vagineto-sphagnetosum medii*, (analogue au rel. 8).

En plus de ces deux associations, le relevé 10 fait apparaître un *Sphagnetum papillosum vaginato-narthecietosum*. Cette association est isolée de la mosaïque (dans le relevé 9) qui représente la composition d'une plage de *Narthecium ossifragum*.

* * *

EN RÉSUMÉ, les aspects physionomiques que nous avons analysés peuvent être caractérisés sociologiquement comme suit :

F. Clefay. Cespites d'*Eriophorum vaginatum* couverts d'*Empetrum nigrum* = Rel. 1 : *Vaginato-sphagnetum recurvi*.

F. Clefay. Cespites d'*Erioph. vag.* couverts de *Vaccinium uliginosum* = Rel. 2 : *Vaginato-Sphagnetum recurvi vaccinietosum uliginosi*.

F. Clefay et F. wallonne. Cespites d'*Erioph. vag.* entourant de larges coussins de Sphaignes. = Rel. 3 et 4 : *Vaginato-sphagnetum recurvi sphagnetosum medio-rubelli*.

F. Clefay. Larges coussins de Sphaignes. = Rel. 5 : *Sphagnetum medio-rubelli vaginetosum*.

F. Clefay et F. wallonne. Cespites d'*Erioph. vag.* entourant des tapis de Sphaignes. = Rel. 6 et 7 : *Sphagnetum papillosum vaginetosum*.

F. wallonne. Larges coussins de Sphaignes. = Rel. 8 : *Sphagnetum papillosum vagineto-sphagnetosum medii*.

F. wallonne. Plages de *Narthecium ossifragum*, orientées dans le sens de la pente. = Rel. 9 : *Sphagnetum papillosum vagineto-narthecietosum ossifragi*.

F. wallonne. Tapis et coussins de Sphaignes, enserrant des « Schlenken » = Rel. 10 : Mosaïques de *Sphagnetum papilloso vagineto-sphagnetosum medii* ; de *Sphagnetum papilloso vagineto-narthocietosum* de *Rhynchosporium albae*.

Ainsi donc les divers aspects de végétation délimités par leur physionomie ont également une composition phytosociologique distincte.

Par contre, l'analyse phytosociologique nous oblige à scinder le type de végétation défini par des larges coussins de Sphaignes, en deux associations végétales : *Sphagnetum medio-rubelli vaginetosum*, en fagne de Clefay, *Sphagnetum papilloso vagineto-sphagnetosum medii*, en fagne wallonne.

3. RÉPARTITION DES ASSOCIATIONS DANS LES DEUX TOURBIÈRES.

Examinons la carte de la végétation des deux tourbières (voir carte phyto sociologique, Fig. XXIII).

Physionomiquement, la carte montre une différence très marquée entre les deux tourbières : tourbière blanche à Clefay, tourbière colorée en fagne wallonne.

Floristiquement, la distinction est moins tranchée ; mais cependant, on peut constater sur les listes de relevés du tableau phytosociologique, la localisation, uniquement en fagne wallonne de *Rhynchospora alba*, la localisation, uniquement en fagne de Clefay, de *Sphagnum fuscum*.

Sociologiquement, le *Sphagnetum papilloso* domine en fagne wallonne, le *Vaginato-sphagnetum recurvi* domine en fagne de Clefay.

Cependant, toutes les associations que nous avons repérées existent à la fois sur les deux tourbières : le *Sphagnetum papilloso vagineto-narthocietosum* et le *Rhynchosporium albae* présents dans la fagne wallonne sont présents aussi en fagne de Clefay (Le *Rhynchosporium* réduit au seul *Sphagnum cuspidatum*), mais leur très faible superficie n'est pas cartographiable ; de même le *Sphagnetum medio-rubelli vaginetosum* présent en fagne de Clefay est présent aussi en fagne wallonne mais sous la forme de petits îlots, non cartographiables, clairsemés dans le *Vaginato-sphagnetum recurvi sphagnetosum medio-rubelli*.

a) En ce qui concerne la tourbière de la fagne wallonne, on trouve dans la partie centrale un *Sphagnetum papilloso vaginetonarthecietosum*. Les limites de cette association ont une forme triangulaire : la pointe orientée vers le setchamps de Botrange, la base vers la zone élargie de la tourbière. Au creux de la selle formée par la tourbière la nappe d'eau affleure (formation de Schlenken) et permet la vie du *Rhynchosporium albae*.

Dans le cirque d'érosion qui se devine dans la tourbière vers la rivière Helle, le *Sphagnetum papilloso vaginetonarthecietosum* est plus riche en coulée de *Narthecium*.

La zone à *Narthecium* est encerclée par une végétation formant une sorte de double couronne (morcelée du côté Ouest).

La couronne extérieure est couverte par une végétation où se localise *Sphagnum medium* : *Vaginato-sphagnetum recurvisphagnetosum medio-rubelli*. Elle est interrompue au Sud.

La couronne intérieure est constituée d'un *Sphagnetum papilloso vaginetosphagnetosum medii*. Elle est établie (zone N-E) sur cette partie de la tourbière qui est surélevée d'un demi-mètre par rapport aux surfaces voisines.

Tout autour de cette double couronne, surtout à l'Ouest et au Sud-Est, s'étale une végétation entièrement formée par un *Sphagnetum papilloso vaginetosum*, avec quelques rares îlots de *Vaginato-sphagnetum recurvi*.

b) En ce qui concerne la tourbière de Clefay, la partie centrale est constituée d'un *Sphagnetum medio-rubelli vaginetosum*.

Elle a une forme circulaire ; elle est comparable comme superficie à la zone à « Schlenken » (*Rhynchosporium*) qui occupe sur la fagne wallonne la même position (voir carte Fig. I : A) par rapport au relief que le *Sphagnetum medio-rubelli vaginetosum* sur la fagne de Clefay (Voir carte, Fig. I : B) ; mais en fagne de Clefay, la nappe d'eau n'affleure pas ; au contraire, c'est là qu'elle est la plus éloignée du tapis végétal.

Cette zone centrale est enserrée par un *Vaginato Sphagnetum recurvisphagnetosum medio-rubelli* qui s'étend largement à la périphérie ouest, comme en fagne wallonne. Cette association porte un certain nombre de coussins étroits et hémisphériques de *Sphagnum fuscum* (cette espèce constitue la strate sphagnale des tourbières plus boréales et moins océaniques que les nôtres). *Empetrum nigrum* est représenté, sans y atteindre cependant son maximum d'extension. La surface du *Vaginato-sphagnetum recurvi*

sphagnetosum medio-rubelli est parsemée de larges coussins qui, isolément, peuvent être rattachés au *Sphagnetum medio-rubelli vaginetosum*; mais leurs surfaces (quelques mètres carrés) ne sont pas cartographiables, à l'échelle employée. A la périphérie Nord et Sud, ces coussins disparaissent complètement.

L'association est un *Vaginato-Sphagnetum recurvi*; elle forme près de la moitié de la « tourbière intacte »; elle est typique sur la pente Nord. *Empetrum nigrum* y est densément représenté. Sur la pente Sud, *Empetrum* est rare; nous y avons trouvé quelques pieds de *Narthecium ossifragum*.

Cette association englobe à sa périphérie des îlots de *Vaginato-recurvi vacciniotosum uliginosi*. Incontestablement ces îlots sont le résultat de l'installation d'une strate de buissons, sur l'association typique qui, de ce fait, subit une altération profonde et se détruit. Les causes de ce phénomène nous sont encore inconnues. Enfin, entre la partie centrale de la tourbière et sa périphérie Sud, s'étend une zone de *Sphagnetum papilloso vaginetosum*, riche en *Cladina*.

* * *

La position écologique de chaque association, telle qu'elle peut être déduite de l'examen simultané des relevés et des aspects physionomiques apparaît dans un graphique (voir Fig. IV), où nous plaçons en ordonnées : le mode de structure de la végétation schématisé par la succession suivante : « Schlenken », Tapis, Cespites, Grandes coussins, Buissons.

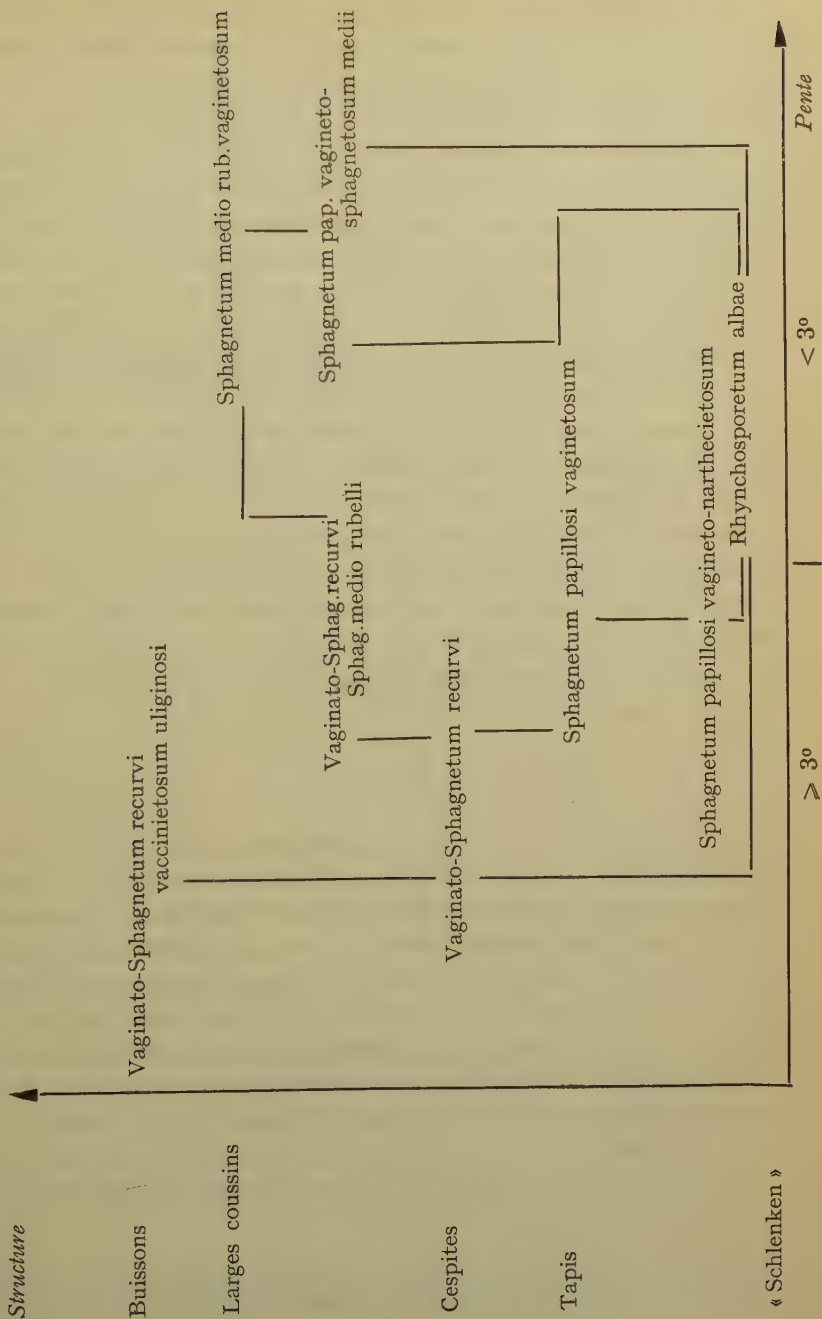
En abscisses, les valeurs de la pente du terrain.

On constate que ces groupements végétaux forment plusieurs chaînes continues qui permettent le passage par tous les types de structure de la végétation.

Le *Rhynchosporium albae* se trouve en eau libre stagnante.

Le *Sphagnetum papilloso vaginetum-nartheцийotosum* se trouve sous forme de tapis, en bordure des « Schlenken », donc près de la nappe aquifère, quelle que soit la pente. Le fait que les plages de *Narthecium ossifragum* s'orientent dans le sens de la pente lorsque celle-ci s'accroît, nous permet de confirmer le point de vue de BOUILLENNE (1939) qui localise cette plante en eau courante, près de la surface du sol.

FIG. IV. — Position écologique sommaire des associations végétales dans les tourbières « intactes ».



Le *Vaginato-Sphagnetum recurvi* se localise sur une pente faible (de l'ordre de 3°) tandis que le *Sphagnetum medio-rubelli vaginetosum* et le *Sphagnetum papilloso vagineto sphagnetosum medii*, en larges coussins, sont établis sur les replats.

Cependant nous ignorons dans quel sens, il faut relier ces chaînes d'évolution qui permettent le passage d'un groupement à un autre. Compte tenu du rôle constructeur de tourbe réalisé par les Sphaignes, on peut supposer que l'évolution se fait du groupement le plus aqueux, vers le groupement le plus sec. Mais la croissance, en hauteur de larges surfaces de végétation provoquent l'exhaussement de la tourbe et de la nappe aquifère sur une hauteur relativement importante, sans déterminer, dans les conditions naturelles de circulation de l'eau, une rupture entre la nappe d'eau superficielle existant dans la végétation et celle se trouvant dans la tourbe.

Dès lors, on peut se demander s'il n'entre pas dans ces chaînes évolutives, un certain nombre d'alternances ?

Mais les listes statistiques des relevés phytosociologiques ne nous permettent pas de répondre à cette question.

Nous aborderons ce problème, par l'étude de transects.

4. ANALYSE DES TYPES PHYSIONOMIQUES PAR TRANSECTS.

Chacune des surfaces, physionomiquement repérées, a fait l'objet d'observations en profondeur : une tranchée a été creusée afin d'y mettre en évidence sur les parois, le substrat organique qui existe sous la végétation analysée. La profondeur de la tranchée est conditionnée par le niveau de la nappe aquifère ⁽¹⁾ de la tourbière. En dessous de la nappe, les observations directes sont plus délicates. Il faut avoir recours à l'observation microscopique des débris organiques. Nous appellerons ces tranchées des « transects ».

A l'examen, les profils apparaissent ondulés et révèlent un

⁽¹⁾ La variation saisonnière de cette nappe aquifère est aujourd'hui sous la stricte dépendance des précipitations atmosphériques, tel qu'il sera démontré plus loin. Les transects ont été creusés pendant une période de stabilité hydrologique.

enchevêtrement de nombreuses espèces, réparties essentiellement en trois strates :

- 1) Une strate muscinale que l'on peut décomposer :
en strate algale : algues et lèpres lichéniques.
en strate hépaticale,
en strate sphagnale, où nous rangerons sphaignes, mousses, lichens et le plus souvent, *Oxycoccus quadripetalus*.

- 2) Une strate herbacée composée de *Monocotylédones* et d'*Ericacées* de petites tailles ou d'*Ericacées* jeunes.

- 3) Une strate sous-arbustive formée par les buissons d'*Ericacées* de tailles plus grandes (Nanophanérophytes ou Nanobuissons).

Dans de nombreux travaux [OSVALD (1923), BOUILLENNE (1938), DUVIGNEAUD (1949),] l'accent a été mis sur l'importance de la strate muscinale dans l'écologie des groupements végétaux de tourbière.

Il est établi que cette strate conditionne le degré d'acidité du milieu (RAMAUT, 1955) et l'évapo-transpiration du tapis végétal (TINBERGEN, 1940). Ces facteurs varient, dans une mesure qui nous est inconnue, suivant l'espèce dominante de la strate muscinale.

Il y a sur les deux tourbières envisagées une trentaine d'espèces dans la strate muscinale mais en première approximation, les hépatiques, les lichens et les algues forment trois entités bien marquées tandis que les mousses et sphaignes, eu égard à leur taille plus grande et à leur formation en coussins et tapis homogènes, présentent des aspects plus complexes et doivent être étudiées séparément.

Un double mètre ruban métallique, déroulé au long de la tranchée d'un transect permet de reporter sur le profil la place et l'étendue occupées par chaque espèce de la strate muscinale. A partir de ce dessin, on peut caractériser la position de l'espèce sur les coussins et la distance qui la sépare de la nappe aquifère.

On note ainsi les limites, non pas seulement d'une espèce mais aussi d'une entité écologique. Un mélange indissociable de deux ou plusieurs espèces de la strate muscinale peut se manifester et est noté globalement.

Une dizaine d'espèces seulement, vivent dans les strates supérieures de la végétation de la tourbière.

EN GÉNÉRAL, elles sont réparties sur la strate muscinale et constituent diverses « entités écologiques » dans lesquelles elles interviennent plus ou moins et justifient leurs subdivisions : l'ombre apportée semblerait être un facteur déterminant ainsi qu'on peut conclure des travaux de FIRBAS (1932) et TINBERGEN (1940).

PLUS RAREMENT, la strate muscinale faisant défaut, les plantes supérieures recouvrent directement la surface tourbeuse ; les limites d'extension de chaque espèce fournissent alors les limites de « l'entité écologique » ⁽¹⁾.

Nous appellerons ces « entités », des *unités écologiques* afin de ne pas les confondre avec les « groupes écologiques » définis par DUVIGNEAUD (1949). La différence essentielle entre ces deux notions réside en ce que l'unité écologique exprime seulement un fait tandis que le groupe écologique est déjà le résultat d'une interprétation. L'unité écologique est approximativement équivalente à la « sociation » de l'école Uppsaliennne.

La délimitation de ces unités écologiques sur le terrain semblerait aboutir à une pulvérisation du tapis végétal où toute notion sociologique disparaît. Elles ont en effet des très petites surfaces. Leur diamètre moyen est de quelques décimètres.

Cependant nous verrons qu'il n'en est rien. Nous en avons délimité, au maximum une centaine, dont la moitié à peine, est susceptible de retenir l'attention.

Nous caractériserons l'unité écologique par le nom des deux ou trois espèces (rarement 1 ou 4) qui dominent : les limites étant donc fournies par les zones d'extension des ou de l'espèce(s) de la strate muscinale.

Nous prolongerons le transect au travers du tapis végétal jusqu'à ce que toutes les unités qui caractérisent la physiologie de celui-ci, aient été rencontrées, de sorte que la longueur des différents transects est assez variables. Grosso-modo, lorsqu'il est court, c'est un indice de l'homogénéité de l'aspect physiologique des végétations : lorsqu'il est long, il traduit une grande variété dans la végétation.

⁽¹⁾ Le niveau de la végétation dont il est, alors, tenu compte dans les transects est celui de la base des pousses de l'année. Ce point de vue est important, car les cespites de plusieurs espèces se transforment parfois en touradons par un accroissement vertical des rhizomes. (Cf. Scirpus : MONOYER 1931).

a) ANALYSE DES UNITÉS ÉCOLOGIQUES.

Nous avons ouvert dans le tapis végétal des tourbières « intactes » de la fagne wallonne et de la fagne de Clefay 10 transects, totalisant environ une centaine de mètres de profils. (Voir Fig. VII, VIII et IX). Nous avons échantillonné une centaine d'unités rassemblées dans le tableau (Fig. V), où dix colonnes représentent les dix transects. Les unités écologiques qui chacune portent un numéro sont reprises dans ces colonnes, par les coefficients qui traduisent leur dominance dans chaque transect. Le premier nombre est le pourcentage occupé par l'unité considérée par rapport à la longueur du transect. (a).

Le second nombre indique combien de fois l'unité se répète dans le transect (Fréquence). (b),

Ces coefficients permettent un choix parmi ces unités. Nous distinguerons 5 classes :

1) L'unité occupe plus de 10 % de la longueur du transect, elle se présente plusieurs fois. Ce sera la *classe V*.

2) L'unité occupe plus de 10 % de la longueur du transect, mais n'est présente qu'une fois : *classe IV*.

3) L'unité occupe moins de 10 % de la longueur du transect. Elle s'y trouve plusieurs fois : *classe III*.

4) L'unité occupe moins de 10 % de la longueur du transect ; elle n'est présente qu'une fois. Ce sera la *classe II*.

5) L'unité, occupe moins de 10 % de la longueur du transect et n'est présente qu'une seule fois dans l'ensemble des transects. Ce sera la *classe I*.

Il est remarquable que si l'on néglige la classe I, la longue liste d'unités en est réduite à plus de la moitié mais les unités restantes occupent encore, à l'exception du cas du transect 5, 75 à 100 % de la longueur des transects.

Les unités écologiques peuvent être caractérisées d'une autre manière : nous avons reporté pour chaque unité des 4 premières classes, les distances extrêmes qui, dans les transects, les séparent de la nappe aquifère libre, ainsi que, parfois, la distance la plus fréquemment observée. (Tabl. Fig. V : 11^e colonne). Nous avons également noté l'orientation moyenne de l'unité sur les coussins ou dans les creux, pour autant que cette moyenne repose sur un nombre suffisant d'observations.

Classe III

73	Scirpus caespitosus.	5	3	2	3	2	3	2	2	1	2	1	6	2	10 à 2
6	Sphagnum cuspidatum.														— 8 à 2 (0)
2	Hépatiques.														— 2 à 1
12	Hépatiques, Narthecium.														0 à 10
5	Sphagnum cuspidatum var. plumulosum.														— 3 à — 2
7	Sphagnum cuspidatum, Rhynchospora.														1 à 5
13	Sphagnum molluscum.														2 à 10
22	Sphagnum papillosum, Narthecium.														2 à 10 (3)
41	Sphagnum imbricatum.														0 à 25 (10)
64	Sphagnum compactum, Calluna.														5 à 18
65	Polytrichum strictum.														10 à 30
66	Polytrichum strictum, Erica.														0 à 10
78	Eriophorum vaginatum, Hépatiques, Erica.														5
81	Eriophorum vaginatum, Calluna.														10 à 30
83	Eriophorum vaginatum, Algues.														15 à 30
92	Calluna, Hépatiques.														10 à 20
95	Lichens.														4 à 30
Classe II															
18	Sphagnum palustre.	4	1												0
30	Sphagnum papillosum, Polytrichum strictum.														10 à 30
50	Sphagnum medium, Polytrichum strictum, Calluna.														10 à 30
53	Sphagnum rubellum,														5 à 20
Pourcentage total des 4 premières classes.															
		100	77	100	92	65	98	82	82	82	82	79			

Classe I.

3. Algues-Hépatiques — 8. Algues, Sphagnum cuspidatum, Rhynchospora — 9. Sphagnum cuspidatum, Eriophorum polystachium — 14. Rhynchospora, Sphagnum molluscum — 16. Hépatiques, Sph. molluscum, Erica — 19. Sphagnum papillosum, Sphagnum molluscum — 21. Sphagnum papillosum, Rhynchospora — 23. Sphagnum papillosum — Sphagnum palustre, Narthecium — 26. Sphagnum papillosum, Andromeda — 29. Sphagnum papillosum, Erica, Calluna. — 31. Sphagnum papillosum, Polytrichum strictum, Oxycoccus quadripetalus — 38. Sphagnum recurvum, Eriophorum vaginatum, Erica Tetralix — 39. Sphagnum recurvum, Eriophorum vaginatum — Polytrichum strictum, Lichens — 40. Sphagnum recurvum, Calluna — 45. Sphagnum medium, Hépatiques — 47. Sphagnum medium, Andromeda. — 49. Sphagnum medium, Empetrum — 52. Sphagnum medium, Sphagnum rubellum — 55. Sphagnum rubellum Polytrichum strictum. — 56. Sphagnum rubellum, Polytrichum strictum, Empetrum. — 57. Sphagnum fuscum — 63. Sphagnum compactum — 67. Polytrichum strictum, Erica, Calluna — 68. Polytrichum strictum, Calluna — 69. Polytrichum strictum, Hépatiques, Calluna — 70. Polytrichum strictum, Empetrum — 74. Scirpus, Polytrichum strictum — 75. Scirpus, Hépatiques, Erica — 77. Eriophorum vaginatum, Erica — 87. Erica, Lichens — 90. Calluna, Entodon Schreberi — 94. Entodon Schreberi, Hépatiques — 96. Lichens, Hépatiques — 97. Aulacomnium palustre — 98. Sphagnum rubellum, Eriophorum vaginatum (†) — 99. Andromeda, Eriophorum polystachium — 100. Lichens, Andromeda.

Notre but est de transformer ces unités écologiques, en quelques groupes d'espèces, présentant des analogies dans leur comportement sur le terrain.

La méthode de dépistage de ces groupes est envisagée de la manière suivante : elle repose sur les données du tableau, Fig. V.

Nous avons d'abord tenu compte des distances extrêmes et de la distance la plus fréquente (distance optimale) qui séparent *chaque espèce* du niveau de la nappe aquifère. Dans ce but, nous avons réuni dans le graphique, Fig. VI, chacune des unités à laquelle l'espèce envisagée participe. Les unités y sont représentées par des vecteurs dont la longueur, parallèle à l'ordonnée indique les positions observées par rapport au niveau de la nappe aquifère, avec éventuellement, en hachuré, les positions les plus fréquentes. L'épaisseur du trait est fonction de l'importance de l'unité (classes I à V). On a ainsi à la fois l'importance de l'espèce dans l'ensemble des dix transects et ses positions extrêmes et optimales par rapport au plan d'eau.

Nous avons ensuite rapproché les formes géométriques semblables.

Onze groupes apparaissent. Voici leur constitution :

Sphagnum recurvum — *Eriophorum vaginatum* — *Empetrum nigrum*.

Sphagnum papillosum — *Sphagnum imbricatum* — *Erica Tetralix*.

Sphagnum medium — *Sphagnum rubellum*.

Calluna vulgaris — *Polytrichum strictum* — *Entodon Schreberi*.

Hépatiques.

Lichens.

Algues.

Rhynchospora alba — *Sphagnum cuspidatum*.

Sphagnum molliusculum — *Sphagnum palustre*.

Narthecium ossifragum.

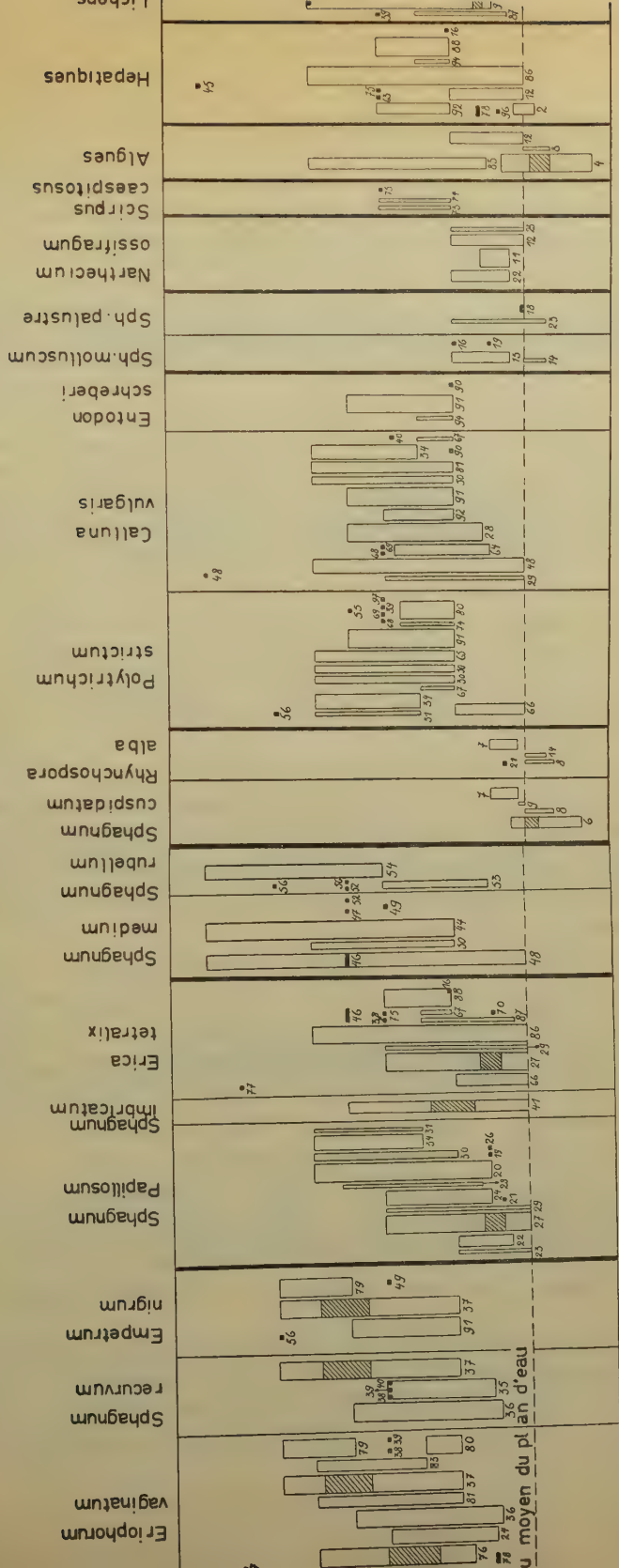
Scirpus caespitosus.

Les deux derniers groupes sont formés d'une seule espèce.

Les transects ont rencontré rarement certaines espèces peu nombreuses que nous n'avons pas reprises dans ces 11 groupes (*Drosera rotundifolia*). Il est évident que leur rôle dynamique est peu important.

Nous nous proposons de décrire chacun des 11 groupes et de dégager leur écologie propre. Nous nous sommes servi, en plus

FIG. VI. — Tableau de groupements des unités.



des transects, de quelques croquis de petites surfaces végétales qui ont été jalonnées en permanence, sur la tourbière (carrés permanents : voir Fig. X, XI et XII).

b) ANALYSE DES GROUPES ÉCOLOGIQUES (D'après la définition de DUVIGNEAUD, 1949).

1) Groupe *Rhynchospora alba*. — *Sphagnum cuspidatum*.

La proximité de la nappe aquifère joue de toute évidence, un rôle dans le développement de ce groupe : toujours entre 8 cm sous la nappe aquifère et 5 cm au dessus de celle-ci.

Au point de vue évolution, le groupe s'installe aux dépens des algues et des hépatiques, lorsque celles-ci sont immergées (voir dans le transect 7 : 705 à 745). Cette installation est mise en évidence dans le carré permanent C (Fig. X) : la strate muscinale y est partiellement immergée. On y constate :

que le *Sphagnum cuspidatum* s'est étendu de 25 cm², en 13 mois. Les individus de cette espèce possèdent ici une tête globuleuse, plus fournie que celle de l'espèce type. Sa couleur est toujours beaucoup plus pâle. (Var. *plumulosum*).

que la colonisation, par cette variété *plumulosum* se fait sur un feutrage d'algues ;

que *Sphagnum cuspidatum* est installé par petites plages de quelques brins, tant sur algues que sur hépatiques, dans le peuplement de *Rhynchospora*.

Le groupe ne forme pas de coussins. Dans le carré permanent E (Fig. XI) de même que dans le transect 8, le groupe complet est représenté ; *Eriophorum polystachium* paraît atteindre un optimum de développement au niveau de la nappe.

Les espèces de ce groupe occupent 9 à 10 % des transects 7 et 8. Il est présent dans 5 des 10 transects.

2) Groupe *Sphagnum molluscum* — *Sphagnum palustre*.

Ce groupe s'installe au raz de la nappe aquifère à quelques cm au-dessus du groupe 1) ; il envahit *S. cuspidatum* et l'étouffe. Il s'installe aussi sur les Hépatiques exondées (voir *Sphagnum palustre* dans le carré permanent D). Il ne forme des coussins que rarement.

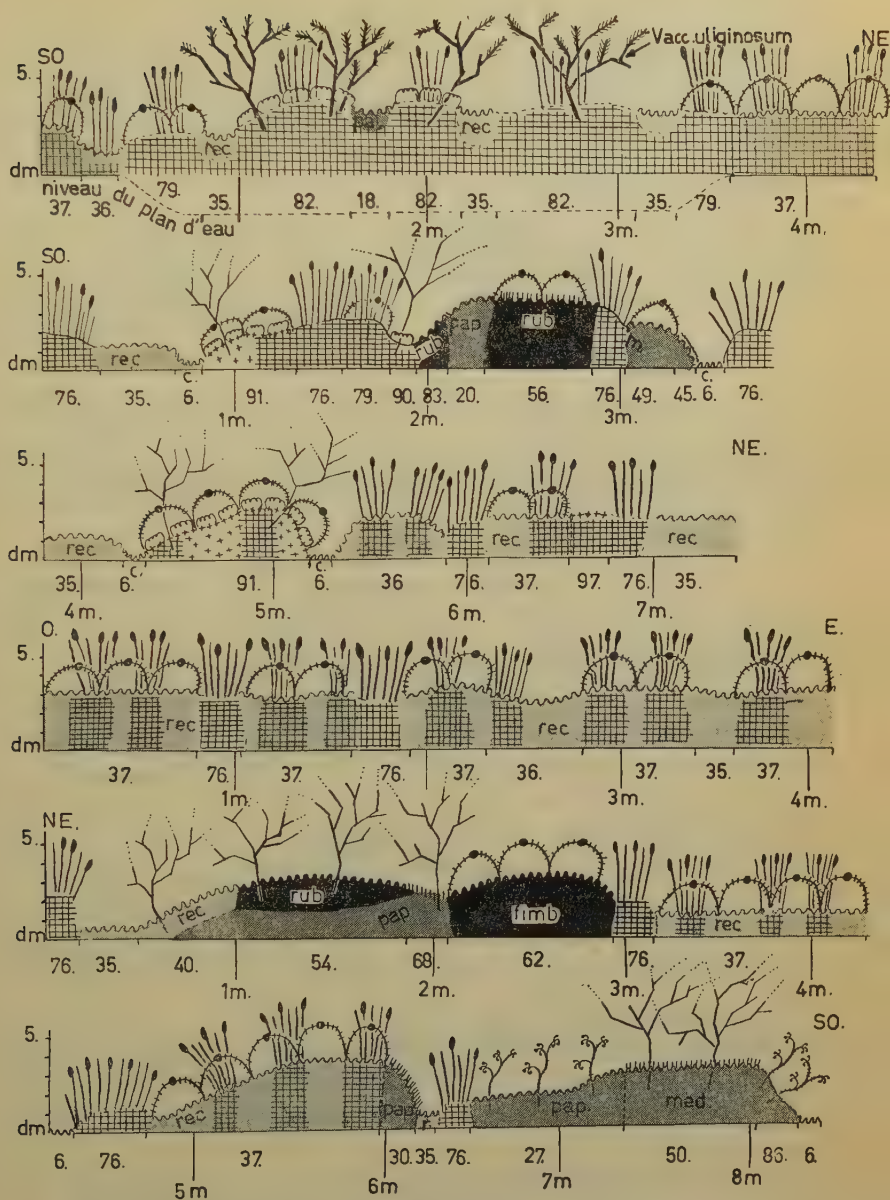


FIG. VII. — Transects 1 à 4.

Il semble que *Sphagnum molluscum* soit plus héliophile que *Sphagnum palustre*, que l'on ne trouve pas en plages nues, mais le plus souvent sur les bords abrités des « Schlenken » ou dans les creux entre les touradons d'*Er. vaginatum*. En fait, nous n'avons jamais trouvé ces deux *Sphagnum* en mélange. *Sphagnum molluscum* forme une plage étendue dans le carré permanent E (Fig. XI).

Les espèces de ce groupe occupent 7 % des transects 7 et 8. Il est présent dans 4 des dix transects.

3) Groupe *Sphagnum papillosum*, *Sphagnum imbricatum*, *Erica Tetralix*.

Ce groupe est installé à partir du niveau de la nappe aquifère à une trentaine de centimètres au-dessus de celle-ci mais la distance la plus fréquemment observée ne dépasse pas une vingtaine de cm. Il forme souvent des coussins.

L'installation se fait en plages qui s'agrandissent :

principalement au dépens du groupe *Sph. cuspidatum* (voir Carré permanent C), (Fig. X), quelques centimètres au-dessus de la nappe aquifère ;

aux dépens du groupe *Sphagnum molluscum*, *Sphagnum palustre* (voir car. perm. E) (Fig. XI). Les unités *Sphagnum molluscum* — *Sphagnum papillosum* (19) et *Sphagnum palustre* — *Sphagnum papillosum* (*Narthecium ossifragum*) (23), sont des étapes de transition entre la dominance de l'un et de l'autre groupe ;

Sphagnum papillosum et *Sph. imbricatum* surmontent fréquemment des petits touradons d'*Eriophorum vaginatum*, ceci est particulièrement visible sur le transect 6 (340 à 425) et sur le schéma 1 (Fig. XII).

L'unité transitoire *Sphagnum papillosum* — *Eriophorum vaginatum* (24) se trouve dans deux transects, et y occupe 4 et 12 % de la végétation (le dernier pourcentage, élevé, sera expliqué plus loin) ;

Sphagnum papillosum enserre, puis surmonte également les espites de *Scirpus caespitosus*.

Andromeda polifolia semble lié à ce groupe lorsqu'il est voisin du plan d'eau (voir transect 5, Fig. VIII et Carrés perm. A et B, Fig. X).

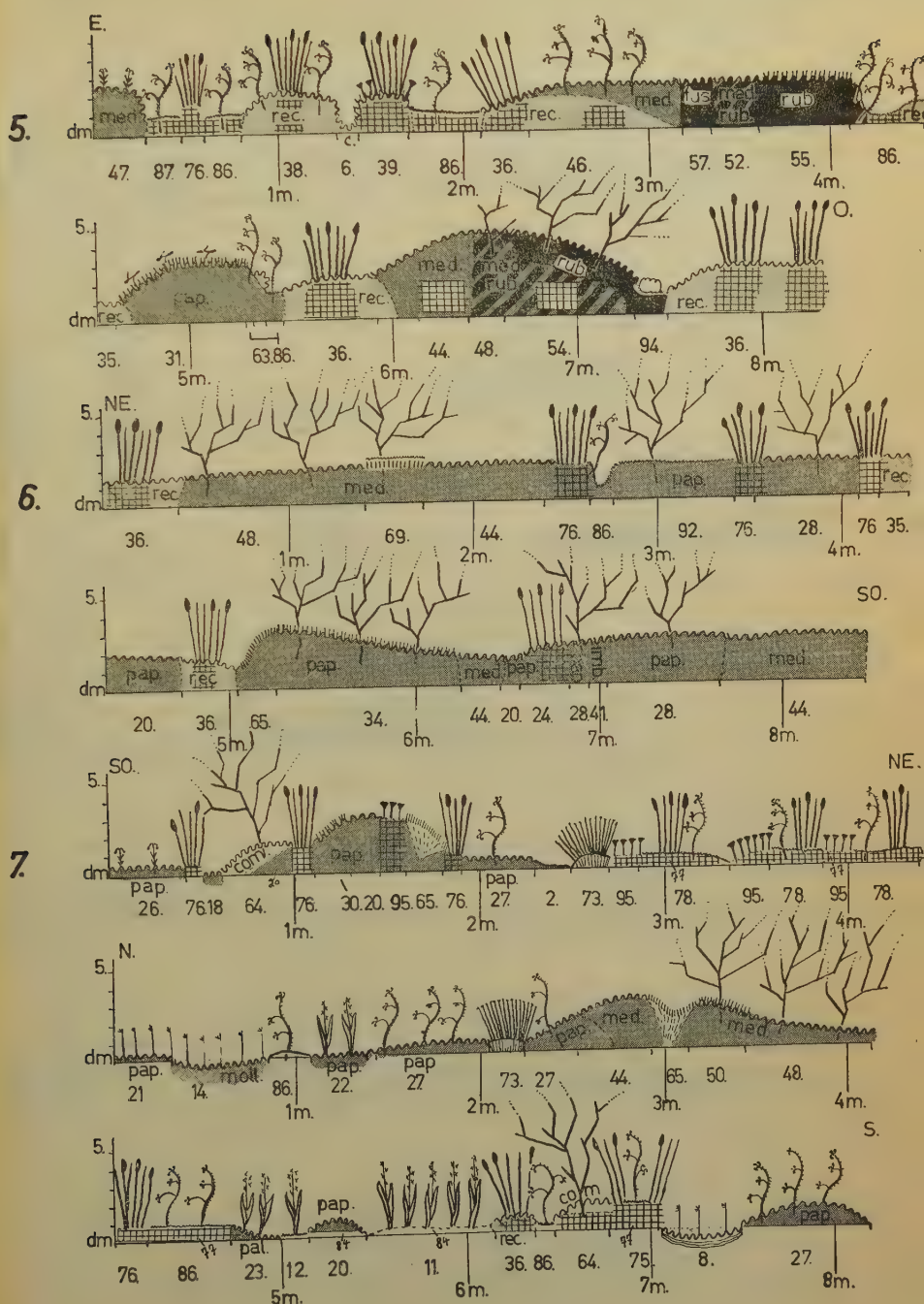
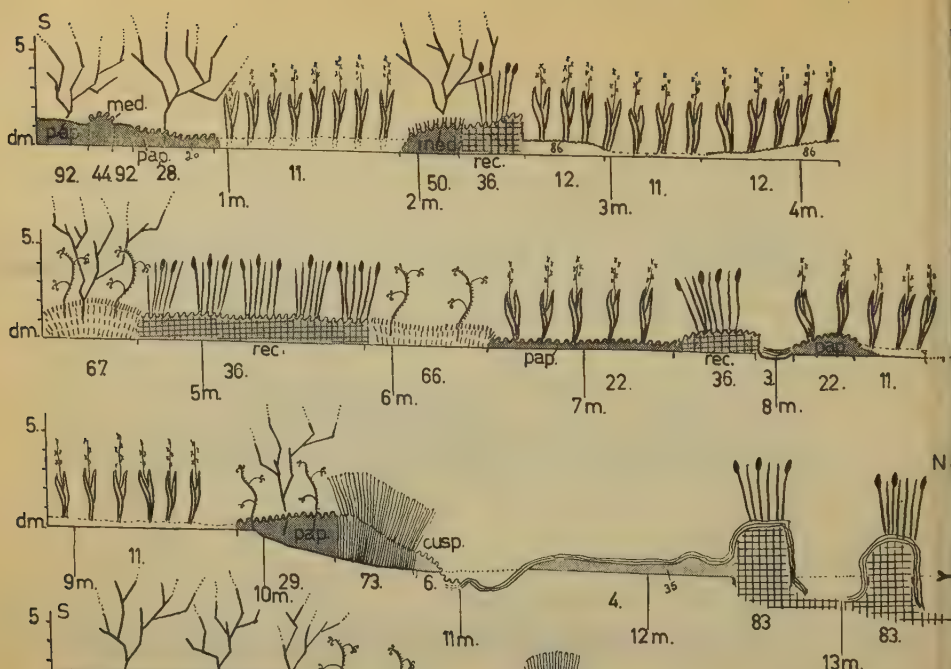
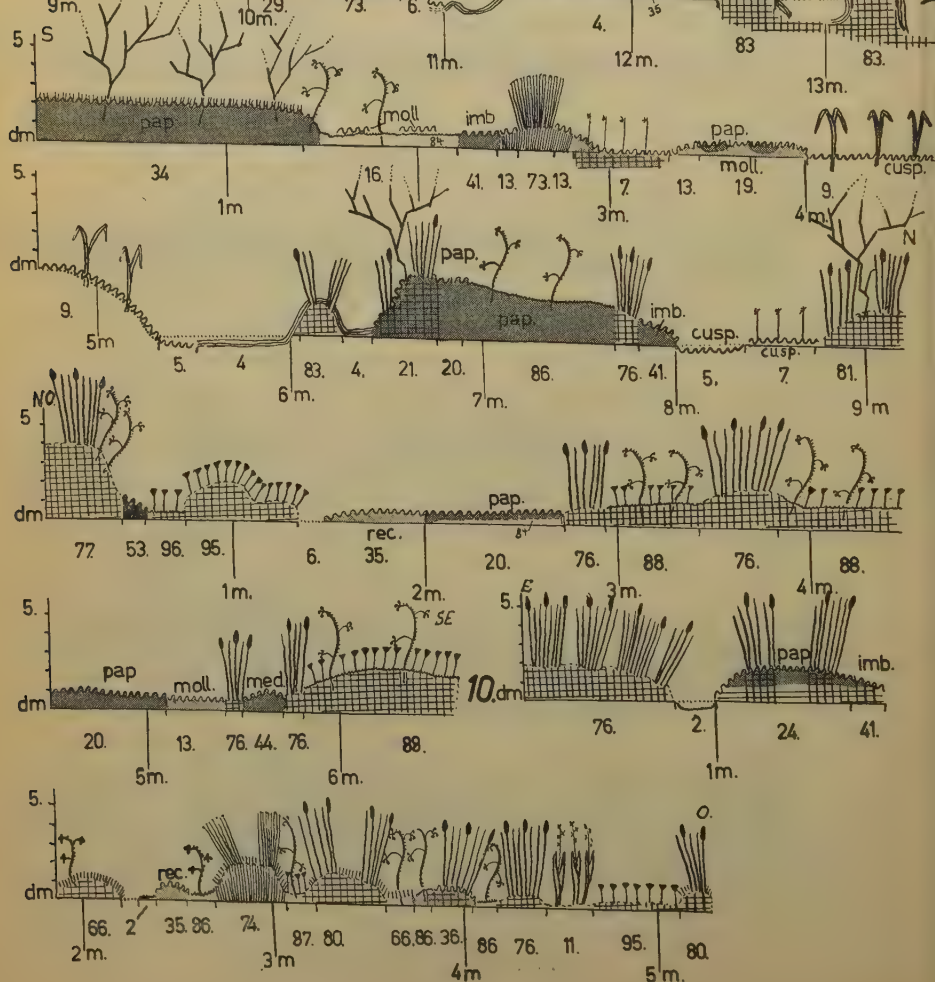


FIG. VIII. — Transects 5 à 7.

8A.



8B.



9.

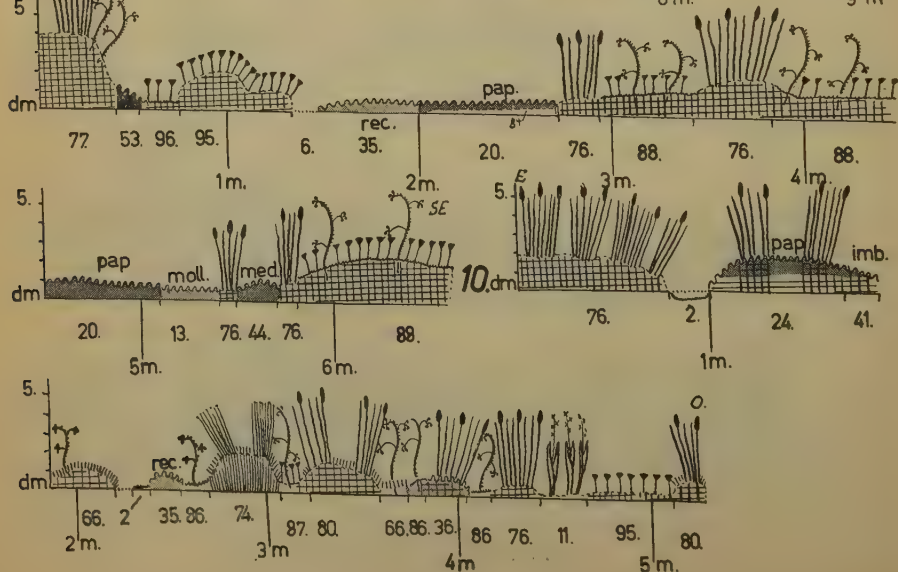


FIG. IX. — Transects 8 to 10.

Erica Tetralix est lié à ces Sphaignes : l'unité *Sphagnum papillosum* — *Erica Tetralix* occupe 16 % du transect 7 et 9% du transect 4.

Ces bruyères s'étagent avec une égale densité entre le niveau de la nappe aquifère et le niveau maximum atteint par *Sph. papillosum* (voir transects 4 et 7).

Un accroissement de la densité d'*Erica Tetralix* stabilise le groupe et entraîne des répercussions sur la strate sphagnale. (voir plus loin). Le groupe occupe une zone allant du tiers à la moitié des transects 5 à 10. — 14 % du transect 4 — Il est présent dans 8 des 10 transects.

4) Le groupe *Sphagnum recurvum*, *Eriophorum vaginatum*, *Empetrum nigrum*.

Sphagnum recurvum apparaît dominant à partir de quelques centimètres au-dessus du niveau de la nappe aquifère jusqu'à une trentaine de centimètres plus haut où il semble atteindre son optimum. Son installation sur *Sphagnum cuspidatum* est délicate à mettre en évidence stratigraphiquement, les deux espèces appartenant à la même tribu des *cuspidata* et leurs feuilles possédant de ce fait les mêmes formes cellulaires. Cette évolution est apparente cependant dans les transects suivants : transect 2 (30 à 80 ; 380 à 430 ; 520 à 590) transect 4 (420 à 435) ; transect 9 (145 à 200), de même dans le schéma E (Fig. XI).

Sphagnum recurvum montre sur nos tourbières un polymorphisme que nous n'avons pu mettre en rapport avec l'existence de variétés, comme celles déterminées généralement par les phytosociologues scandinaves. Pourtant, nous avons pu reconnaître *Sphagnum recurvum*, var. *angustifolium* qui semble ici la variété la plus répandue.

Plus rarement, *Sphagnum recurvum* s'installe sur les Hépatiques et les Algues exondées (voir schéma E).

L'évolution inverse *Eriophorum vaginatum* → Hépatiques ou Algues s'amorce à une plus grande distance de la nappe aquifère ; nous en discuterons plus loin.

Le point de départ de l'installation d'*Eriophorum vaginatum* est difficile à mettre en évidence. Les cespites vivants de la Linagrette sont presque toujours la tête d'une colonne de rhizomes enfouis dans la tourbe. C'est très rarement que nous avons observé des jeunes plantules sur les Hépatiques ou les Algues.

Le plus souvent il s'agit de fragments de rhizomes qui, dans le feutrage vert, émettent des bourgeons. Selon nous, ces fragments proviennent incontestablement du picorage de certains oiseaux comme les grouses qui vivent encore sur les deux tourbières.

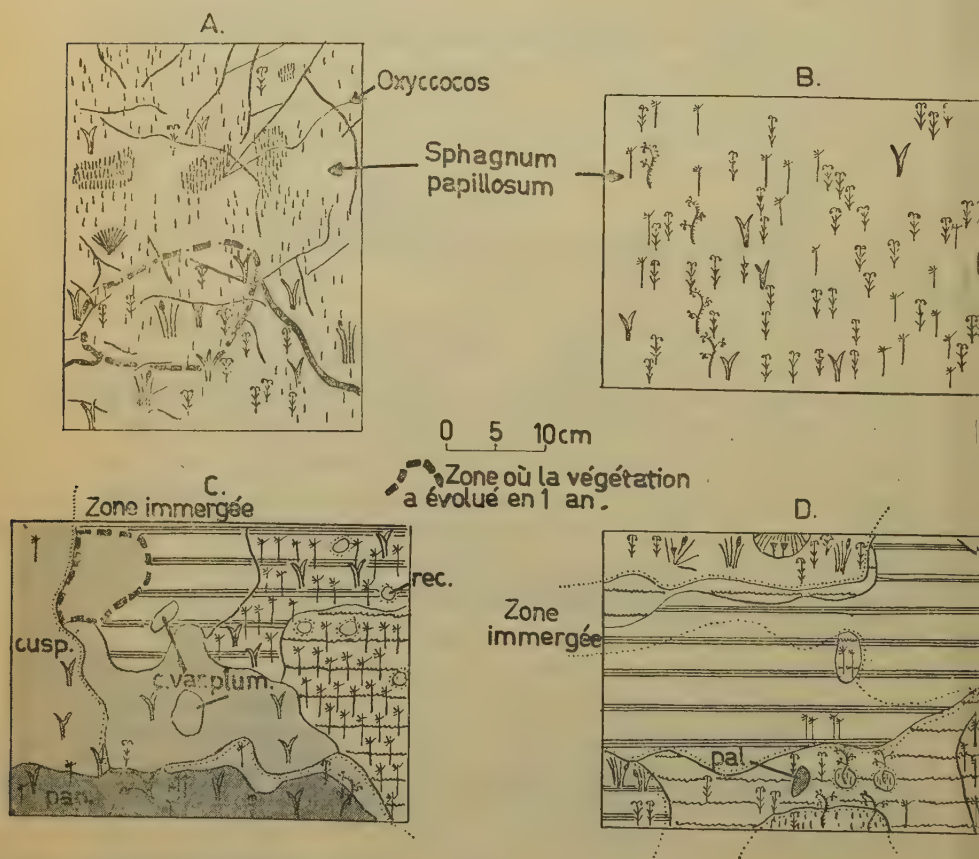


FIG. X. — Carrés permanents A à D.

Sphagnum recurvum et *Eriophorum vaginatum* forment une unité homogène (36) dans 8 des 10 transects, atteignant 21 % dans le transect 5.

Empetrum nigrum joue ici le même rôle qu'*Erica Tetralix* dans le groupe précédent ; en densité moyenne, il participe à l'activité turfignène du groupe ; très dense, il provoque l'arrêt de cette activité, comme il sera décrit plus loin.

Rappelons que selon PRÉVOT (1937), la croissance longitudinale d'*Empetrum nigrum* est en fagne de Clefay de 55 mm, en moyenne, par an. L'unité *Sphagnum recurvum* — *Eriophorum vag.* — *Empetrum nigrum* est localisée dans les quatre premiers transects avec, dans trois de ceux-ci, des pourcentages importants (24 % - 28 % et 73 %). Les espèces de ce groupe sont représentées dans tous les transects. Il occupe de 15 à 100 % de la longueur de ces transects.

5) Le groupe *Sphagnum medium* — *Sphagnum rubellum*.

Par rapport aux deux précédents, ce groupe paraît indépendant du niveau du plan d'eau puisque nous l'avons noté jusqu'à 45 cm au-dessus de ce niveau, sans que l'on puisse ici définir de niveau optimal. Il s'agit le plus souvent de formations en coussins.

a) Ces *Sphagnum* s'installent particulièrement sur *Eriophorum vaginatum* dont ils enveloppent les touradons même très élevés. Voir transect 2 (300 à 340) et transect 5 (235 à 320 et 600 à 700). C'est particulièrement évident sur le schéma 3 (Fig. XII) où l'on peut également constater que *Sphagnum rubellum* a formé un coussin sur un soubassement de 6 touradons de Linaigrettes.

b) L'installation sur *Sphagnum papillosum* est beaucoup plus rare. Une telle succession est visible cependant dans le transect 4 (100 à 200) : elle s'est effectuée par un noyautage progressif de *Sphagnum papillosum* par *Sphagnum rubellum*. Dans la très grande majorité des cas, il y a juxtaposition des deux groupes. Voir transect 4 (735) et éventuellement empiètement d'un coussin sur l'autre comme cela est remarquable dans le transect 7 (N. S. 250 à 270).

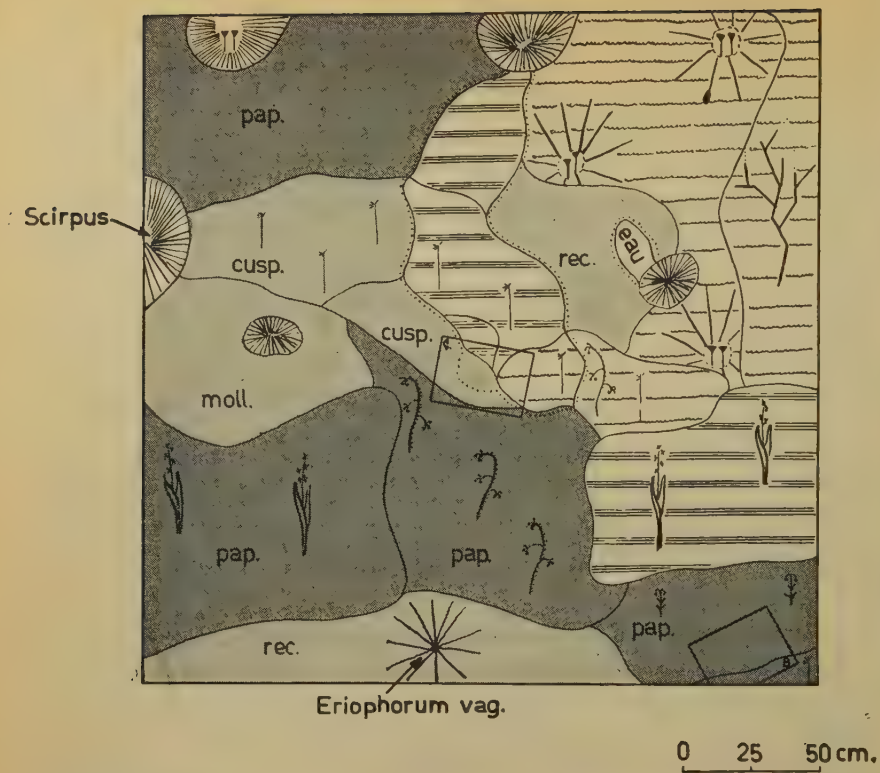
c) Dans le carré permanent F, *Sphagnum medium* s'installe sur les plages d'Hépatiques.

L'unité *Sphagnum medium*-*Sphagnum rubellum* se rencontre rarement. Voir transect 5 (335 à 360).

Souvent, cependant (voir même transect) une espèce est noyautée par l'autre espèce et inversement, ce qui est rare chez les autres Sphaignes.

Les espèces de ce groupe sont bien représentées dans les transects 2, 4, 5, 6, 7.

E.



Eriophorum vag.

F.

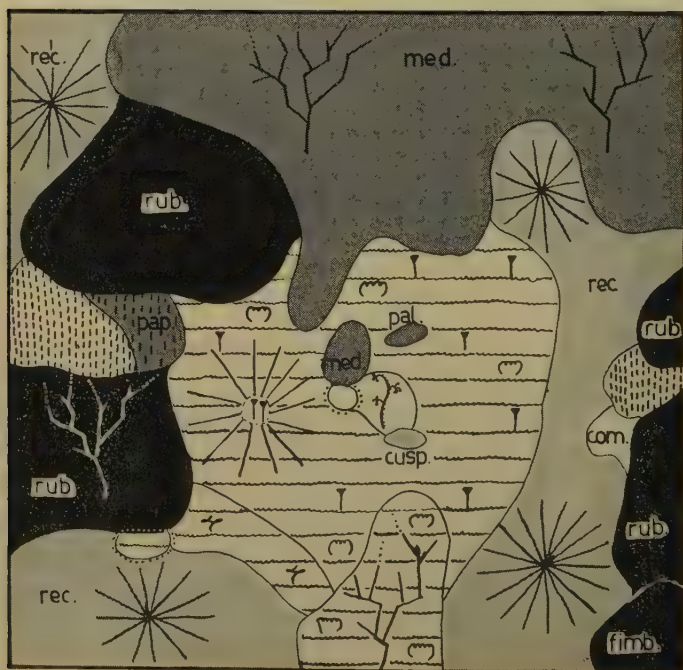


FIG. XI. — Carrés permanents E et F.

6) *Le groupe Calluna vulgaris, Polytrichum strictum, Entodon Schreberi.*

Ce groupe est le principal responsable de l'embruyèrment, phénomène général se présentant sur tous les types de tourbières (voir DUVIGNEAUD, 1949).

Quelle est la part de chacune des espèces du groupe 6) dans cette évolution qui aboutit à l'élimination des Sphaignes ? Nous verrons à la fin de ce paragraphe que *Calluna* est capable de diminuer la croissance des sphaignes par l'ombre qu'il projette. Les observations faites au moyen du carré permanent A (Fig. X) que nous avons placé sur le coussin de *Sphagnum papillosum* représenté par le schéma 1, (Fig. XII) sont intéressantes à ce sujet : Dans la moitié supérieure de cette surface on remarque l'abondance de *Polytrichum* et l'extension en longs filaments d'*Oxycoccus quadripetalus* ; la moitié inférieure, par contre, ne montre que des portions de filaments, ceux-ci étant, en majeure partie, enfouis par la croissance automnale des Sphaignes. On peut y observer, en 14 mois la sortie d'une trentaine de brins supplémentaires de *Polytrichum strictum*, sur le bas du coussin. Ces nouveaux brins témoignent d'une extension basipète de cette mousse au sein même des Sphaignes dont l'intensité de la croissance est mise en évidence par l'aspect des *Oxycoccos*. *Polytrichum strictum* contribue directement à l'élimination des Sphaignes.

Il apparaît aussi que *Oxycoccus quadripetalus* ne peut dominer (et par conséquent constituer une unité) que sur les parties stabilisées des coussins. A ce titre, il participe au groupe.

Entodon Schreberi ne s'installe que sous un couvert suffisamment dense quand, généralement, la strate sphagnale a déjà cessé toute activité.

Une unité formée exclusivement des trois espèces n'a pas été rencontrée. Les espèces du groupe *Calluna* atteignent leur optimum dans le transect 6 (56 %).

* * *

Dans l'embruyèrment des tourbières, *Calluna* joue le rôle principal. Nous examinerons ici brièvement ce phénomène qui consiste dans l'envahissement des coussins de Sphaignes par des espèces ligneuses.

L'embruyère est généralement l'œuvre du groupe *Calluna* mais aussi d'*Erica Tétralix* ou de *Empetrum nigrum*.

L'embruyère de la strate sphagnale d'une tourbière est généralement considéré comme le résultat d'un assèchement de

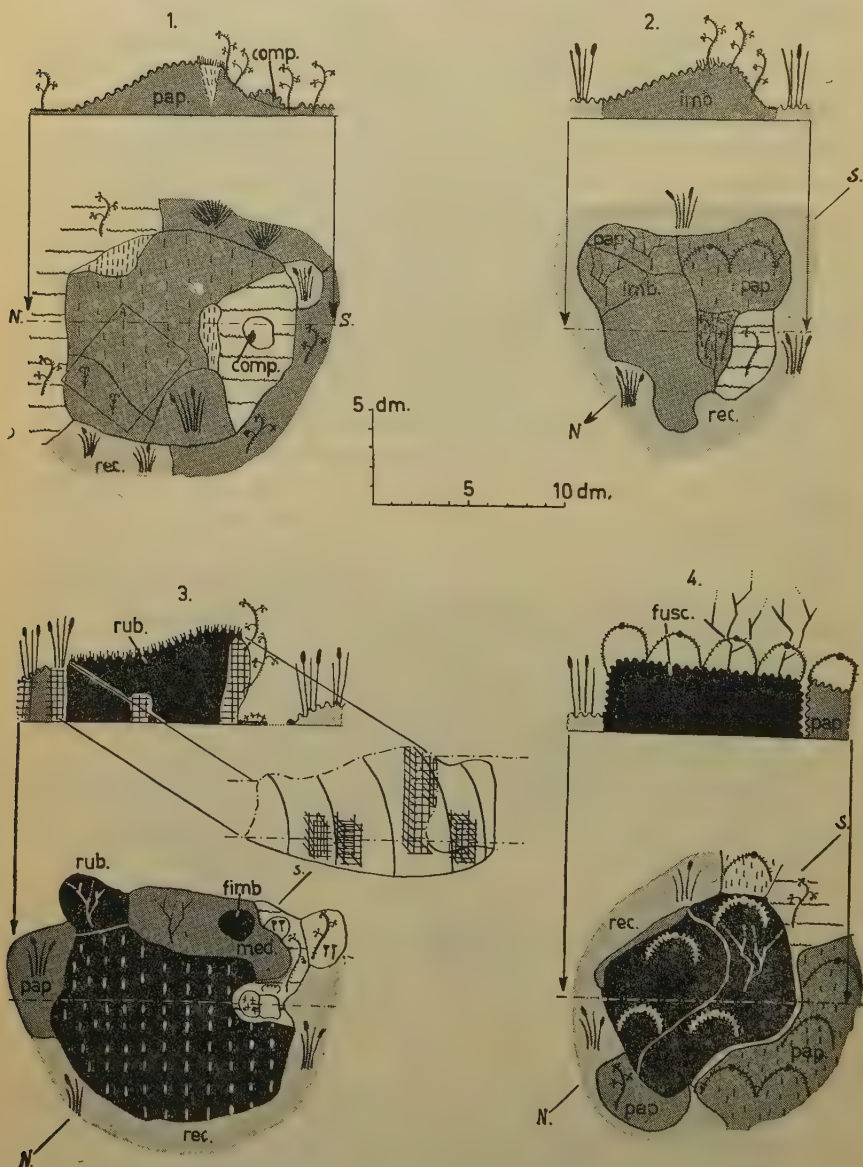


FIG. XII. — Embruyère des coussins.

la surface, qui s'est élevée suffisamment loin du plan d'eau. La littérature abonde d'exemples de ce fait. Cependant l'hypothèse selon laquelle l'embryèvement s'effectuerait en raison inverse de la distance à la nappe aquifère ne trouve pas d'arguments dans l'étude des transects.

Il se manifeste à tous les niveaux au-dessus de la nappe aquifère :

Erica a un optimum de développement entre 5 cms et 20 cms ; *Calluna*, entre 10 cms et 25 cms ; *Empetrum*, entre 10 cms et 35 cms.

Ces bruyères n'atteignent pas un développement important sur le sommet des hauts coussins mais bien sur les flancs.

Elles forment plutôt une couronne sur les coussins de Sphaignes : *Erica* se développant le plus près de la nappe, *Empetrum* le plus loin ; le premier le plus souvent comme il a été dit, sur *Sphagnum papillosum*, le second sur *Sphagnum recurvum*. *Calluna* semble être plus indépendant, recouvrant indifféremment les trois espèces de Sphaignes.

L'anneau de Bruyères ne se constitue pas de manière homogène sur le pourtour entier du coussin. On le trouve au mieux, de manière très marquée, sur le flanc S-O. Nous avons dessiné 4 aspects typiques. Ce sont les schémas 1, 2, 3 et 4 de la Fig. XII. Cette localisation préférencielle se présente pour n'importe quelle espèce de Sphaignes en coussins.

LEGENDE DES SIGNES DES FIGURES VII à XII.

Sphaignes:		tribus:	espèces:	Signes:	Plantes herbacées:		Signes:
		Cuspidata	<i>S. cuspidatum</i>	c.	<i>Scirpus caespitosus</i>		
			<i>S. recurvum</i>	rec.	<i>Eriophorum vaginatum</i>		
			<i>S. molluscum</i>	moll.	<i>Eriophorum polystachium</i>		
		Cymbifolia	<i>S. palustre</i>	pal.	<i>Rhynchospora alba</i>		
			<i>S. papillosum</i>	pap.	<i>Narthecium ossifragum</i>		
			<i>S. imbricatum</i>	imb.			
			<i>S. medium</i>	med.			
		Acutifolia	<i>S. rubellum</i>	rub.			
			<i>S. fimbriatum</i>	fimb.			
			<i>S. fuscum</i>	fusc.			
		Rigida	<i>S. compactum</i>	com.			
Mousses:					Bruyères:		
		Entodon Schreberi			<i>Oxyccocos quadripetalus</i>		
		<i>Polytrichum strictum</i>			<i>Andromeda polyfolia</i>		
		<i>Aulacomnium palustre</i>			<i>Calluna vulgaris</i>		
Hépatiques:			Algues:		<i>Erica tetralix</i>		
					<i>Empetrum nigrum</i>		
Lichens:		<i>Gladonia div. sp.</i>			Rhizomes de		
					<i>Scirpus</i> :		<i>Eriophorum vag.</i> 

JESSEN (1939) dans l'étude du Store Vildmose, la plus importante tourbière danoise, constate également un embruyèrment sur le flanc S-O du coussin.

Un arrêt de la croissance des Sphaignes y correspond. Cet auteur invoque l'action combinée du soleil et du *vent desséchant d'ouest* qui freine de ce côté la croissance des Sphaignes d'autant plus que les buttes sont hautes. Il remarque aussi que la neige s'entasse sur les flancs N et N-E des buttes et y reste plus longtemps qu'ailleurs.

Les « sociations » notées sur les flancs S-O par cet auteur sont :

Calluna — Soc.	20 à 35 cm
Calluna — Cladonia Soc.	10 à 20 cm
Erica — Cladonia Soc.	10 à 20 cm
Calluna — Stereodon cupressiforme Soc. (= Hypnum cupressiforme). Sud et sommet jusqu'à	30 cm
Empetrum — Stéréodon cupressiforme Soc. Sud et sommet jusqu'à	30 cm

Dans les Hautes Fagnes, le vent d'O n'est pas un vent desséchant, bien au contraire et il en sera tenu compte plus loin. D'autre part, l'accumulation de la neige ne se fait pas systématiquement sur les flancs N et N-E. Nous avons pu le constater durant deux hivers.

Nous ne retiendrons donc que l'action desséchante du soleil sur le flanc S-O des coussins de Sphaignes. Nous rapprochons, de ce point de vue, les résultats de mesures de température dans un coussin de Sphaignes, publié par VANDEN BERGHEN (1951). Le graphique XIII *a* montre que la température est beaucoup plus élevée, pendant le jour sur le flanc S, exposé au soleil, que sur le flanc nord, particulièrement à une profondeur de 2 à 3 cm sous la surface du coussin. Dans cette zone sous-jacente à la surface S, la température dépasse de plusieurs degrés celle de l'air ambiant, tandis que sur l'autre flanc, la température de la couche sous-jacente correspondante reste beaucoup plus basse que celle de l'air ambiant.

Entre la zone de forte température diurne mise en évidence sur ce schéma et l'embruyèrment diagnostiqué sur les « transects »

que nous avons étudiés, une similitude de position est frappante. Or il est connu que c'est l'élévation de la température qui (chez les Éricacées : voir BEIJERINCK, 1940) réveille la croissance printanière des bourgeons.

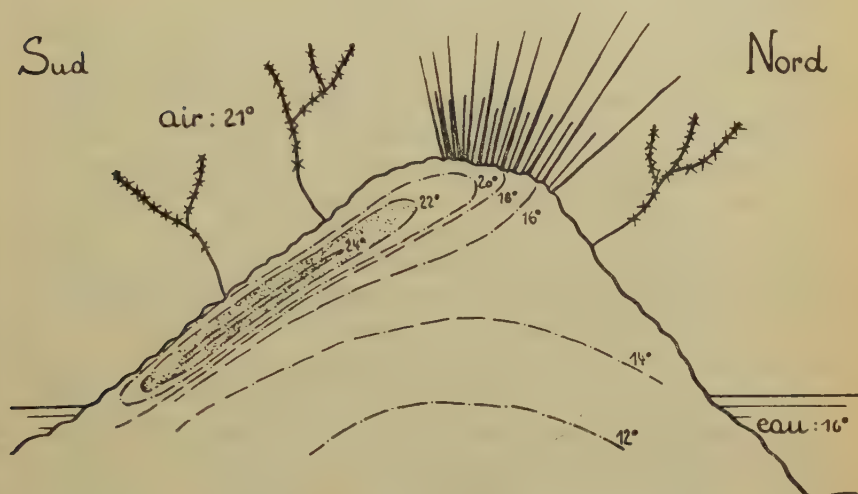


Fig. XIII a.

Par conséquent, on conçoit aisément que l'augmentation de la température sur les flancs exposés au soleil, particulièrement dans la zone profonde de 2-3 cm puisse y provoquer une croissance précoce des Éricacées et favoriser l'extension de celles-ci sur le flanc du coussin.

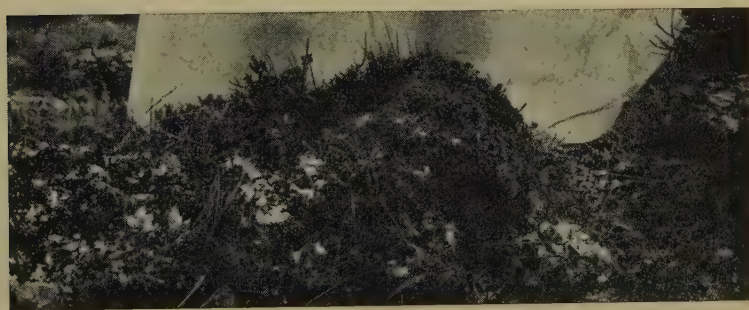


Fig. XIII b.

Isothermes (a) et embryonnement d'un coussin de Sphaignes.

Sous cet aspect, il nous apparaît que le phénomène d'embryonnement est relativement indépendant de la position de la nappe aquifère.

Réciproquement, l'extension des Bruyères entraîne quelques modifications à la surface des Sphaignes.

Nous en avons examiné deux aspects :

1) L'embryonnement réduit légèrement l'évaporation d'un tapis de Sphaignes : de 6,5 % en fagne wallonne (TINBERGEN, 1940) de 40 % lorsque ce tapis de Sphaignes a disparu.

2) *Calluna* absorbe de 40 à 85 % de la lumière atteignant un coussin nu de Sphaignes (TINBERGEN 1940).

Or les Sphaignes, les plus dynamiques, *Sphagnum papillosum*, *S. medium*, *S. rubellum* et *S. recurvum* sont photophiles (BEIJERINCK, 1934). Le ralentissement de leur croissance est donc plus marqué sur les flancs ombragés des coussins.

En conclusion, nous considérons que l'embryonnement joue un rôle *stabilisateur* dans le dynamisme de croissance de la végétation sphagnale.

7) Groupe *Narthecium ossifragum*.

L'extension des rhizomes de *Narthecium ossifragum* en un réseau compact et la densité du feuillage, soit vivant, soit en litière après l'hiver, ne laisse guère de place au développement normal des Sphaignes.

Dans le transect 7, (Fig. VIII), nous voyons quelques stades de la régression de la strate sphagnale : *Narthecium* — *Sphagnum imbricatum* — (Coupe N. S. : 470). *Narthecium* — *Sphagnum papillosum* — (Coupe N. S. : 100), en contact avec *Sphagnum papillosum* — *Erica Tetralix* — (Coupe N. S. : 140, et carré perm. E, Fig. XI).

Dans le transect 8, (Fig. IX) *Narthecium* domine seul avec quelques pieds mourant d'*Erica Tetralix* sur une tourbe à *Erica*. Donc *Narthecium* se développe aux dépens du groupe *Sphagnum papillosum*, au dessus de la nappe aquifère dont il ne se sépare jamais de plus de 10 cm.

La comparaison des transects 7 et 8 met en évidence la préférence, depuis longtemps signalée par BOUILLENNE — 1934 — de *Narthecium* pour une eau courante. Il y atteint 23 % de la longueur du transect.

8) *Groupe Scirpus caespitosus.*

Scirpus se développe aussi au sein du groupe *Sphagnum papillosum*. Mais, par rapport au groupe précédent, son rôle dynamique est moins évident. Ses rhizomes croissent verticalement (MONOYER, 1931) et prennent un développement important dix centimètres au dessus de la nappe aquifère donnant naissance à une brosse drue dont la floraison est précoce. *Eriophorum vaginatum* présente de nombreuses analogies avec ce mode de croissance mais son écologie n'est pas aussi limitée que celle de *Scirpus*. Il apparaît, en effet que *Scirpus* n'étale ses touradons que sur les surfaces stabilisées. Si le niveau de la nappe aquifère s'élève quelque peu, la croissance des Sphaignes reprend et *Scirpus caespitosus* est éliminé (voir carré perm. E., Fig. XI).

9) *Groupe des Hépatiques.*

Le groupe des Hépatiques est formé des espèces suivantes : *Odontoschisma Sphagni*; *Gymnocolea inflata*; *Cephalozia bicuspidata*; *C. connivens*; *C. macrostachya*; *Cephaloziella elachista*; *Calypogeia sphagnicola*; *Lophozia ventricosa*; *Lepidozia setacea*. Seuls, *Odontoschisma Sphagni*, *Gymnocolea inflata*, et parfois *Cephaloziella elachista* ont un rôle dynamique dans la succession des autres groupes, qui existent à la surface des deux tourbières. Il en existe sous la nappe aquifère jusqu'à 2 cm ; au-dessus de la nappe aquifère jusqu'à 30 cm. En général *Gymnocolea* et *Cephaloziella* descendent seuls sous la nappe aquifère. *Odontoschisma* est le plus abondant, dans les zones largement émergées.

Les hépatiques s'étendent en un feutrage continu sur les surfaces stabilisées de la majorité des groupes déjà décrits. Elles croissent à l'abri des groupes qui ont contribué à cette stabilisation (*Calluna* ou *Narthecium*) et s'étalent ensuite dès que la stabilisation a eu lieu :

sous *Calluna vulgaris*; dans le transect 6 (Fig. VIII) où le groupe *Calluna* atteint son optimum de développement. On peut constater une couche uniforme d'Hépatiques qui a complètement recouvert *Sphagnum papillosum* (270) et *Sphagnum medium* (140) (voir également carrés perm. E et F (Fig. XI) et transect 8 : 30, Fig. IX) ;

sous *Erica Tetralix*, (forme stabilisée du groupe *Sphagnum papillosum*, voir nombreux exemples dans le transect 7 et schémas 1, 2, 3, 4 (Fig. XII) ;

sous *Eriophorum vaginatum* en touradons (voir transect 7, Fig. VIII et carrés perm. E et F ; Fig. XI).

sur *Eriophorum vaginatum* en touradons tels que le montre particulièrement la stratigraphie des schémas 1 et 3 (Fig. XII) et des transects 7 (Fig. VIII) et 9, (Fig. IX) ;

sous (et sur) *Scirpus caespitosus* (voir transect 7, Fig. VIII et carré perm. E, Fig. XI).

sur *Narthecium ossifragum* : les hépatiques qui photosynthétisent toute l'année assument ici un rôle destructeur, facilité par la proximité de la nappe aquifère et la courte période végétative de *Narthecium* (voir transects 7 et 8).

Enfin, au niveau de la nappe aquifère, la succession Algues-Hépatiques est évidente, particulièrement sur les carrés permanents D et E ainsi que dans le transect 8 A : 800.

Dans ces différents biotopes, les Hépatiques sont, le plus souvent, distantes de la nappe aquifère d'une dizaine à une vingtaine de centimètres. Elles sont abondantes partout (voir tableau XV) ; elles marquent une préférence pour les surfaces stabilisées exposées au S-O.

Or, dans les « sociations » étudiées par JESSEN (1939) sur la tourbière dannoise « Store Vildmose », les Hépatiques apparaissent peu ou alors elles sont localisées sur des surfaces horizontales, au raz de la nappe aquifère ⁽¹⁾. Nous avons pu d'ailleurs confirmer cette observation en 1956 lors de notre passage au Danemark. Le vent d'O qui souffle sur le Jutland, est qualifié de desséchant par JESSEN : « ...starken westlichen Winde missen in Sommer austrocknend ». Mais le vent qui souffle, au même moment sur nos tourbières, amène la période pluvieuse à son maximum. Sur le « Store Wildemose » les précipitations sont de 564 mm par an. Elles sont du double au triple dans nos régions.

Nous pensons que l'extension de la strate hépaticale à une certaine distance de la nappe aquifère est caractéristique d'un

⁽¹⁾ JESSEN (1939) dit qu'à d'autres endroits de la tourbière où on trouve une végétation à Bruyère et *Jungermaniées*, on voit très aisément que la couverture végétale vient d'être brûlée depuis peu de temps.

climat très humide, et que sa localisation sur les flancs exposés au vent est en rapport avec l'humidité de celui-ci. D'ailleurs, nous pouvons observer, sur les transects 5 : 540 et 7 SO-NE: 60, sur les flancs exposés au vent, l'installation de petits coussins hémisphériques de *Sphagnum compactum*, une des principales caractéristiques des landes tourbeuses atlantiques.

10) Groupe des Lichens.

Par opposition aux Hépatiques, les Lichens ont un rôle assez effacé, dans l'évolution de la tourbière (voir leur fréquence dans le tableau XV). Cependant leurs formes sont intéressantes à étudier, car ils dépassent rarement le stade de « lèpres », c'est-à-dire que le thalle primaire n'émet que rarement des podétions.

DUVIGNEAUD, 1939, a déterminé dans la zone de la fagne wallonne qui fait l'objet du transect 10, les Lichens suivants : *Cladonia macilenda* ; *Cl. Floerkeana* ; *Cl. bacillaris* ; *Cl. digitata* ; *Cl. glauca* ; *Cl. cornutoradiata* ; *Cl. degenerans* ; *Cl. chlorophaea*. Il constate que toutes ces espèces présentent une forme spéciale qu'il appelle *f. prolifera* : « Les podétions sont déformés, recourbés vers le bas ou très élargis à leur partie supérieure ; sur les parties anormales, se produit une prolifération très dense de nouveaux podétions courts, plus ou moins ramifiés. Tout se passe comme si la plante, incapable de s'adapter à des conditions nouvelles, émettait à la surface de son thalle des proliférations, qui, à cause de leur jeune âge, auraient des possibilités très grandes d'adaptation et pourraient se développer normalement en podétions dans le milieu modifié ». Pour DUVIGNEAUD, il s'agit d'une modification du milieu par l'homme : le drainage.

Les *Cladina* (thalle primaire nul) : *Cl. impexa*, *Cl. silvatica* et *Cl. mitis* sont rares sauf dans le transect 9 où le premier prend un développement luxuriant dont nous parlerons dans le chapitre suivant.

Que sait-on sur les causes d'installation des *Cladonia* ?

OSVALD (1923) insiste sur le rôle dynamique joué par les Lichens dans le cycle de régénération des tourbières nordiques. Il attribue l'arrêt de la croissance des Sphaignes au sommet des coussins à l'influence de gelées prolongées. A la fin de l'hiver, le sommet des coussins est dégagé de la neige par le vent et est soumis au gel alors que les parties inférieures sont encore protégées. Une plage de Lichens s'installe qui bientôt est déportée du

côté S-O, par la croissance en hauteur de la partie opposée (N-E) du coussin de Sphaignes.

Le phénomène tel qu'il est décrit par OSVALD ne se présente pas dans nos tourbières. Les coussins dont parle OSVALD ont des diamètres de 2 à 3 mètres, et une hauteur de 60 à 80 cm. Ces hauteurs permettent un dégagement du sommet même sous une forte couche de neige. Sur nos tourbières, où des dénivellations entre le sommet des coussins et les « Schlenken » atteignent rarement 50 cm et oscillent le plus souvent, autour de 30 cm le dégagement des sommets des coussins de *Sphagnum* est moins typique ; de plus, le gel est moins rigoureux.

L'étude des transects 7 et 9 montre cependant que les Lichens, souvent eux-mêmes envahis d'Hépatiques recouvrent uniquement des vestiges de touradons de Linaigrettes. Une étape intermédiaire est visible sur les carrés permanents D, E et F. (Fig. X et XI). L'action éventuelle du gel ne semble pouvoir vraisemblablement s'appliquer qu'au sommet des touradons de Linaigrettes (parfois de *Scirpus caespitosus* : voir carrés permanents D et E) ; dans tous les cas, elle est beaucoup moins fréquente sur nos tourbières que sur les tourbières nordiques et là où les Lichens apparaissent, ils sont presque toujours envahis d'Hépatiques.

11. Groupe des Algues.

A priori, étant donné leur caractère hydrophile, on pourrait croire, qu'exception faite de la flore desmidiienne portée par les Sphaignes (que nous n'envisagerons pas ici), la strate algale se cantonne au niveau et au-dessous de la nappe aquifère. En réalité, elle déborde de cette localisation. Le tableau (Fig. V) révèle que les Algues accompagnent les Hépatiques et les Lichens à tous les niveaux. Il n'est d'ailleurs pas douteux que l'on trouverait des symbioses étroites, peut-être des analogies écologiques, entre les Algues et les lèpres lichéniques qui recouvrent les touradons de Linaigrettes. Cette « strate algale aérienne » est présente partout, mais elle est si mince et localisée, qu'il n'est pas possible d'en tenir compte dans tous les transects.

Le groupe des Algues est développé dans les transects 7 et 8. Il est principalement constitué de *Zygogonium Ericetorum*, forme écologique de plusieurs *Zygnema*, caractérisés par l'abondance d'un pigment violet et la forme en plaque des chromato-

phores. Des formes terrestres extrêmes de cette algue ont été étudiées par FRITSCH (1916), qui a confirmé la formation de courts rhizoïdes uni- ou multicellulaires uniquement dans la forme terrestre. Dans une série de 10 prélèvements de cette algue (5 immergés, 5 émergés), nous avons reconnu de nombreux rhizoïdes. Les rhizoïdes multicellulaires ont été vus uniquement dans les formes émergées ; les rhizoïdes unicellulaires, partout). Ceci peut s'expliquer par la variation du niveau de l'eau des « Schenken », qui périodiquement fait émerger les Algues.

FIG. XIV. — *Tableau des variations du plan d'eau sur la tourbière de Fagne wallonne.*

		I	II	III	IV	V
Date des	28/11/55	0 cm	0 cm	0 cm	0 cm	0 cm
mesures	4/12/55	↑ 2 cm	0 cm	↑ 1 cm	↓ 1,5 cm	↓ 0,5 cm
	30/4/56	↓ 2 cm	↓ 1 cm	↓ 1 cm	0 cm	↓ 1,5 cm
	6/5/56	↓ 5 cm	↓ 0,5 cm	↓ 3 cm	↓ 2 cm	0 cm
	22/11/56	↑ 6 cm	↑ 2 cm	↑ 2,5 cm	↑ 1 cm	↑ 2 cm
	25/4/57	↓ 4 cm	↓ 3 cm	↓ 3,5 cm	↓ 4 cm	↓ 4 cm
Amplitude maximum		7 cm	3,5 cm	5 cm	5 cm	4 cm

Nous avons mis cette variation en évidence, en enfonçant dans la profondeur de quelques « Schlenken » des longues tiges métalliques minces, portant un repère fixe placé au niveau de l'eau. A chaque mesure, le repère est ramené au niveau de l'eau et le déplacement des tiges métalliques est noté. Des observations ont été réalisées en 5 endroits différents (I, II etc., du tableau, Fig. XIV) pendant 2 ans aux dates indiquées.

Ce tableau montre que l'amplitude de variation est de l'ordre de quelques centimètres (5 cm en moyenne) : la baisse de niveaux correspondent aux mois du printemps, les moins pluvieux. Ces variations, par ailleurs assez rapides entraînent le plissement du tapis d'algues filamenteuses (voir carré perm. D et transect 8). Dans ces deux dessins, on peut également observer plusieurs stades d'extension sur *Sphagnum recurvum* et *Eriophorum vaginatum*.

c) SCHÉMAS D'ÉVOLUTION DES GROUPES ÉCOLOGIQUES.

On est amené à placer les différents groupes que nous venons de décrire, en trois classes distinctes par leur rôle dans l'évolution du tapis végétal.

Les groupes à Sphaignes sont *des groupes constructeurs*, c'est-à-dire constitués de Sphaignes à croissance plus ou moins rapide. Nous en avons délimité cinq qui élèvent la surface de la végétation par rapport au plan d'eau à des niveaux correspondant à leurs caractéristiques ; ils accumulent des sédiments organiques dont la décomposition est ralentie ou même arrêtée par les sécrétions antibiotiques particulières que les Sphaignes réalisent au cours de leurs fonctions métaboliques (RAMAUT 1955).

Les groupes à *Calluna* et à *Narthecium* peuvent être appelés *groupes stabilisateurs*, en ce sens qu'à partir de leur installation aux dépens d'un groupe constructeur, ils arrêtent la croissance de celui-ci ; par conséquent aussi le dépôt et la non-putréfaction des matières organiques dont il était responsable.

Les autres groupes sont *indifférents* aux niveaux de la nappe aquifère de la tourbe. Ils s'installent à l'abri d'un groupe stabilisateur. Ils profitent également d'un accident (gel, par exemple) survenu à un groupe constructeur. Ils sont constitués en général d'une strate muscinale, ne comportant pas de Sphaignes et ne participant pas à la formation de tourbe. Ils ne sont pas destructeurs des végétations sur lesquelles ils s'installent. Les évolutions de ces groupes conduisent au graphique XVI, dans lequel, à gauche sont placés arbitrairement les groupes constructeurs ; à droite les groupes indifférents et entre les deux, les groupes stabilisateurs. Deux cycles principaux sont discernables :

— un cycle où les groupes successifs se cantonnent près de la nappe aquifère ;

— un cycle où, au contraire, les groupes sont distants de la nappe aquifère et indifférents à celle-ci.

d) RÉPARTITION DES GROUPES ÉCOLOGIQUES DANS LES DIFFÉRENTS TRANSECTS.

Après avoir délimité les groupes écologiques divers que nous avons rencontrés dans l'analyse des transects, il est à présent nécessaire d'évaluer la fréquence de ceux-ci dans les différents aspects physionomiques des transects (voir tableau Fig. XV).

Les colonnes 1 et 3 se distinguent au premier coup d'œil. Elles représentent la dominance d'un seul groupe impliquant une végétation très homogène, ce qui est confirmé par la faible longueur des transects (440 et 410 cm).

FIG. XV. — *Tableau de répartition des groupes écologiques dans chaque transect.*

Chaque groupe est affecté du pourcentage qu'il occupe par rapport à la longueur de chaque transect

Localisation des transects	Cespites de linaigrettes couv. buissons (F. Clefay)	Cespites de linaigrettes couv. d'Empetrum (F. Clefay)	Cespites de linaigrettes et coussins sphaignes (F. Clefay)	Cespites de linaigrettes et coussins sphaig. (F. wallonne.)	Large coussins de sphaignes. (F. Clefay)	Large coussins de sphaignes. (F. wallonne)	Cespites de linaigrettes et tapis de sphaignes (F. Clefay)	Cespites de linaigrettes et tapis de sphaignes. (F. Wallonne)	Tapis de sphaignes et « Schlenken » (F. Wallonne)	Plages orientées à Narthecium. (F. Wallonne).
Numéro des transects	1	3	2	4	5	6	9	10	7	8
Longueur des transects en cms :	440	410	740	834	830	844	630	525	1256	2286
<i>Groupes constructeurs.</i>										
Sphagnum recurvum } Eriophorum vaginatum } Empetrum nigrum }	96	100	81	82	33	19	23	50	15	16
Sphagnum papillosum } Sphagnum imbricatum } Erica tetralix }			1	14	41	42	58	33	48	30
Sphagnum medium } Sphagnum rubellum }			13	19	38	31	5		11	
Sphagnum cuspidatum } var. plumosum } Rhynchospora alba }			5	3			2		9	10
Sphagnum molluscum } Sphagnum palustre }	4						4		7	
<i>Groupes stabilisateurs</i>										
Calluna vulgaris } Polytrichum strictum } Entodon Schreberi }			35	30	29	56		25	17	20
Narthecium ossifragum								4	12	2
<i>Groupes indifférents.</i>										
Scirpus caespitosus								7	5	
Hépatiques			1	2	18	13	35	13	20	1
Lichens					4		35	2	4	
Algues									3	1
<i>Espèces non groupées</i>										
Vaccinium uliginosum	41									
Aulacomnium palustre			22							
Sphagnum fimbriatum				11					6	
Sphagnum compactum					1					
Sphagnum fuscum					2					
Andromeda polifolia					4				3	
Oxyccocos quadripetalus					4					

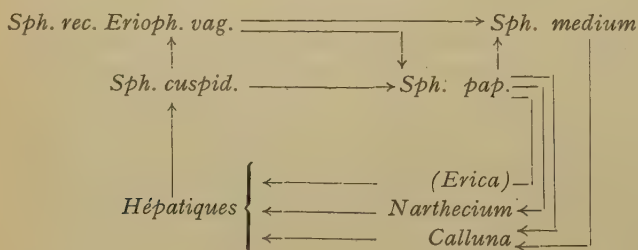
Ce groupe est formé de *Sphagnum recurvum*, *Eriophorum*. Il est donc essentiellement du type constructeur et manifeste une intense activité turfigène. Aucun signe d'évolution vers d'autres groupes n'est reconnaissable.

Les colonnes 7 et 8 rencontrent la majorité des groupes décrits plus haut et correspondent donc à une végétation très hétérogène, comme le confirme la longueur de ces transects (1256, 2286 cms).

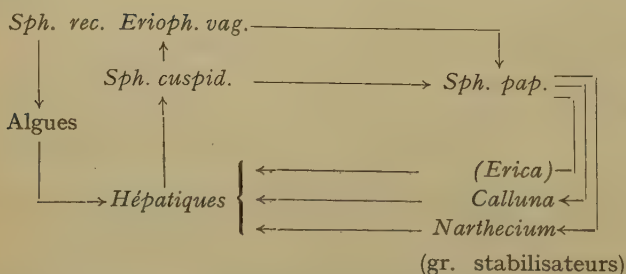
Cette végétation montre toutes les formes de passage d'un groupe à un autre et se trouve à tous les niveaux par rapport au niveau du plan d'eau qui affleure en plusieurs endroits.

Elle comporte des groupes stabilisateurs. Ceux-ci sont moins bien représentés dans le transect 7 que dans le transect 8. L'évolution principale est la suivante :

TRANSECT 7.



TRANSECT 8.



Si on remplace les Lichens par les Hépatiques, le cycle d'évolution de la végétation possède beaucoup d'analogies avec le cycle de régénération décrit par OSVALD (1923) comme étant lié à la formation des assises de tourbe du Nord de l'Europe.

Les colonnes 2 et 4 se font remarquer par l'absence presque totale des groupes indifférents.

Il apparaît ainsi que la végétation y est en plein dynamisme puisque la lutte que se livrent les groupes constructeurs et les

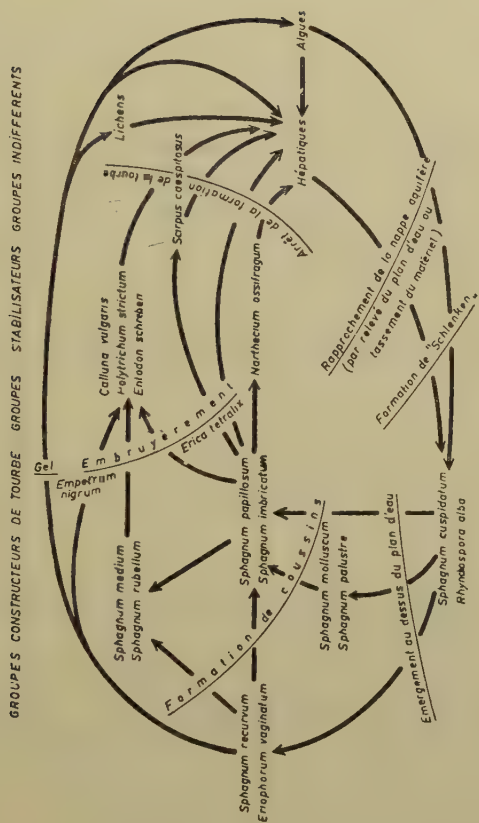


Fig. XVI. — Cycles d'évolution des groupes écologiques.

groupes stabilisateurs, ne laisse que très peu de surface au groupe indifférent.

TRANSECT 2.

Sph. rec. Erioph. vag. → *Sph. medium* → *Calluna*

TRANSECT 4.

Sph. rec. Erioph. vag. | → *Sph. medium* → *Calluna*
 | → *Sph. pap.* → (Erica) ↑

Enfin, dans les 4 colonnes restantes, on peut distinguer : les colonnes 5 et 6 qui montrent les groupes constructeurs dominants et les colonnes 9 et 10 dans lesquelles les groupes constructeurs d'une part et les groupes stabilisateurs et indifférents d'autre part, sont sensiblement de même importance.

Dans les transects 5 et 6, parmi les groupes constructeurs dominants, on peut voir que certaines parties de la végétation sont stabilisées. Les schémas d'évolution sont identiques dans ces deux transects.

TRANSECTS 5 ET 6.

Sph. rec. Erioph. vag. | → *Sph. medium* → *Calluna* → Hépatiques.
 | ↑ ↓ | ↑
 | → *Sph. pap.* → (Erica)

Dans les transects 9 et 10, il est nécessaire de considérer les observations séparément :

Le transect 9 a été effectué dans une partie de la tourbière où l'élément stabilisateur est constitué d'*Erica Tetralix* qui est particulièrement abondant. Le groupe des Lichens est bien représenté.

L'évolution est la suivante :

TRANSECT 9.

Sph. rec. Erioph. vag. → *Sph. pap.* → (Erica) → Hépatiques
 | → Lichens → ↑

Le transect 10 a une constitution voisine mais les groupes stabilisateurs sont mieux représentés. Schéma d'évolution :

TRANSECT 10.

Sph. rec. Erioph. vag. → *Sph. pap.* → (Erica) → Hépatiques
 | → *Calluna* → ↑

EN CONCLUSION de ce chapitre consacré à l'étude de la végétation par l'intermédiaire de transects, un certain nombre de constatations doivent être retenues :

1) La méthode inédite de transcription du tapis végétal, par découpage de celui-ci en unités écologiques, permet de montrer la préférence de certaines de ces unités pour certaines niches écologiques.

Cette méthode est utile car elle est plus rapide que la transcription fidèle de toutes les espèces sur le transect, ou que le relevé en « sociations » dans des tableaux phytosociologiques.

La méthode est conçue en fonction de l'étude de végétations à strate muscinale importante. Comme telle, elle n'est pas nécessairement applicable à d'autres types de végétation. Elle permet la mise en évidence des faciès botaniques dominants, avec une précision analogue à celle du relevé phytosociologique.

2) Le dépistage, à partir des dessins de transect, de groupes d'espèces qu'on rencontre dans des conditions similaires de milieu est aisé. Chaque transect se comporte comme une catena.

Nous avons basé ce dépistage sur l'étude des deux principaux facteurs de ce milieu : la distance qui sépare chaque espèce du plan d'eau, et la position de celle-ci par rapport aux facteurs météoriques.

Il est évident qu'il serait possible, par emploi de la même méthode de noter sur le terrain, une foule d'autres facteurs, tels que Ph, capacité en eau, degrés d'imbibition et d'humification de la tourbe etc...

L'écologie de chaque espèce en serait heureusement précisée.

3) La description de chacun des groupes et les limites de leur vitalité a permis d'établir des schémas d'évolution de la végétation. Il n'y est laissée aucune place à l'interprétation, d'autant plus que le sens attribué aux successions entre les groupes est rigoureusement basé sur l'étude stratigraphique de la couche actuelle de la végétation et des zones de tourbe proches de la surface.

4) Les groupes écologiques peuvent être rangés en trois catégories.

Deux de ces catégories concernent des groupes qui ont un rôle dynamique certain : ce sont les groupes constructeurs

d'une part, les groupes stabilisateurs d'autre part. Leurs effets tendent à se neutraliser ; les groupes constructeurs sont principalement sous la dépendance de la nappe aquifère tandis que les groupes stabilisateurs se placent en fonction surtout des agents météoriques.

La 3^e catégorie comporte des groupes dont le rôle est statique ; il s'agit des groupes *indifférents* à la hauteur du plan d'eau ; mais ils répondent nettement à divers facteurs comme par exemple à des vents de pluie dominants, ainsi que le prouvent l'abondance des Hépatiques et la présence d'Algues (pourvues de caractéristiques morphologiques terrestres) sur les flancs S-W des touradons des *Cypéracées*.

Les Lichens, caractéristiques de surfaces gelées ne se présentent que très localement et surmontent les touradons de *Cypéracées*.

5) Les divers schémas d'évolution débutent par le groupe *Sphagnum recurvum* — *Eriophorum vaginatum*. Dans l'ensemble des transects il est de loin le plus répandu. Il domine intégralement certaines zones de végétation sans y montrer d'évolution vers d'autres groupes. Dans certains transects, il semble avoir été plus répandu qu'actuellement tout au moins par l'un de ses éléments (*Eriophorum vaginatum*).

Pour s'en convaincre, il suffit de jeter un coup d'œil sur la constitution de la tourbe superficielle des transects 7, 8, 9 et 10. C'est à juste titre que nous considérons que cet horizon constitue le point de départ des schémas d'évolution de la végétation actuelle. Ce fait sera discuté ultérieurement.

5. DYNAMISME DES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES.

Le tableau (Fig. IV), qui a été obtenu par la réunion des différentes associations et sous-associations définies par nos relevés phytosociologiques nous a donné des résultats statiques ; il ne nous a pas permis d'entrevoir les directions éventuelles de l'évolution de la végétation ; mais l'étude des transects qui a défini les groupes écologiques nous a donné les moyens de mettre en évidence les rapports qui unissent ces différents groupes entre eux (graphique Fig. XVI).

Il est dès lors possible de confronter les données phytosociologiques décrivant les associations et sous-associations, avec les données écologiques établissant des groupes et leur évolution.

FIG. XVII. — *Tableau de comparaison entre groupements phytosociologiques et groupes écologiques.*

GROUPEMENTS PHYTOSOCIOLOGIQUES ÉTABLIS PAR NOS RELEVÉS	GROUPES ÉCOLOGIQUES ÉTABLIS PAR L'EXAMEN DES TRANSECTS.
Sphagnetum medio rubelli vaginetosum	<div data-bbox="625 488 925 648" data-kind="parent" data-rs="4"> { Sphagnum medium Sphagnum rubellum Eriophorum vaginatum Sphagnum recurvum Empetrum nigrum </div>
Vaginato-Sphagnetum recurvi sphagnetosum medio-rubelli	<div data-bbox="625 673 925 833" data-kind="parent" data-rs="4"> { Eriophorum vaginatum Sphagnum recurvum Empetrum nigrum Sphagnum medium Sphagnum rubellum </div>
Vaginato-Sphagnetum recurvi	<div data-bbox="625 858 925 950" data-kind="parent" data-rs="3"> { Eriophorum vaginatum Sphagnum recurvum Empetrum nigrum </div>
GROUPEMENTS PHYTOSOCIOLOGIQUES ÉTABLIS PAR NOS RELEVÉS	GROUPES ÉCOLOGIQUES ÉTABLIS PAR L'EXAMEN DES TRANSECTS.
Sphagnetum papillosoi-vaginetosum	<div data-bbox="625 1063 925 1345" data-kind="parent" data-rs="8"> { Sphagnum papillosum Sphagnum imbricatum Erica Tetralix Scirpus caespitosus Sphagnum molluscum Sphagnum palustre Eriophorum vaginatum Sphagnum recurvum Empetrum nigrum </div>
Sphagnetum papillosoi vagineto-sphagnetosum medii	<div data-bbox="625 1362 925 1607" data-kind="parent" data-rs="5"> { Sphagnum papillosum Sphagnum imbricatum Erica Tetralix Eriophorum vaginatum Sphagnum recurvum Empetrum nigrum Sphagnum medium Sphagnum rubellum </div>

	{	Sphagnum papilloso
		Sphagnum imbricatum
		Erica Tetralix
		Scirpus caespitosus
Sphagnetum papilloso vagineto narthecietosum	{	Sphagnum mollescens
		Sphagnum palustre
		Eriophorum vaginatum
		Sphagnum recurvum
		Narthecium ossifragum
Rhynchosporium albae	{	Rhynchospora alba
		Sphagnum cuspidatum
		Algues

Chaque groupement (associations ou sous-associations) est constitué d'un certain nombre de groupes écologiques se comportant et évoluant chacun pour leur propre compte dans le sens que nous avons décrit plus haut.

C'est ce que montre le tableau (Fig. XVII).

On conçoit que, suivant la dominance de tel ou tel groupe écologique dans une association, celle-ci peut évoluer dans une voie ou dans une autre (DUVIGNEAUD, 1949).

Le tableau (Fig. XVIII) rend compte de ces diverses voies. Nos observations écologiques nous permettent de remplacer en ordonnée de ce tableau, les aspects de végétations, par les distances moyennes qui les séparent de la nappe aquifère (de 0 à 50 cm). En abscisse, nous plaçons comme dans le tableau (Fig. IV), la pente du terrain.

La végétation évolue donc de deux manières, se rapprochant ou s'éloignant de la nappe aquifère. Dans le premier cas, les voies d'évolution forment des cycles de régénération, passant toujours par le *Rhynchosporium albae*. Étant donné que nous n'avons relevé cette association que sur de petites surfaces (environ 1/100 de la surface des tourbières intactes) on peut conclure que les cycles complets de régénération ne jouent qu'un faible rôle dans le dynamisme de la tourbière. Par contre, l'évolution ascendante intéresse les associations qui composent la grande majorité du tapis végétal. C'est donc cette partie du tableau qui doit retenir notre attention.

Avec quelle intensité, l'évolution ascendante se manifeste-t-elle actuellement ?

Nous le mettrons en évidence dans les deux fagnes.

A) EN FAGNE WALLONNE.

Les associations qui forment une double couronne autour de la zone à *Narthecium* comportent le *Sphagnetum papillosum* *vagineto-sphagnetosum medii* et le *Vaginato-Sphagnetum recurvi*

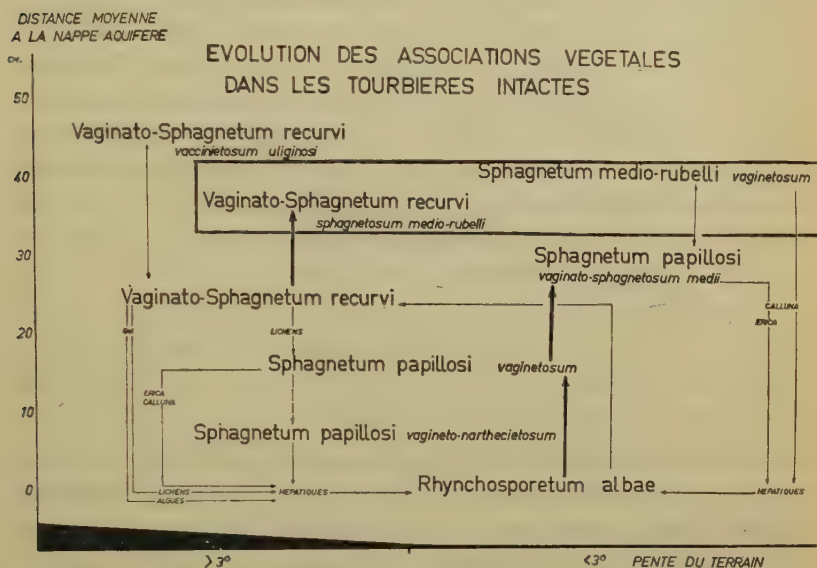


FIG. XVIII. — Tableau de l'évolution actuelle des associations végétales dans les tourbières intactes.

sphagnetosum medio-rubelli. Elles témoignent d'une forte activité turfigène tel qu'il ressort des caractéristiques écologiques des groupes qui les constituent.

Nous rejoignons ainsi les observations de TINBERGEN (1940) qui constate que les zones d'intense activité formatrice de tourbe sont localisées en trois îlots situés en lisière des endroits où l'épaisseur de la tourbe est maximale. La comparaison de la carte dessinée par TINBERGEN (1940) et de notre carte phytosociologique, est démonstrative à ce point de vue.

Cependant, la forme de ces îlots et leur étendue ne correspondent pas exactement ; particulièrement dans la zone située entre le cirque d'érosion et la zone à « Schlenken ». Sur notre carte, se distingue un goulot plus étroit que sur la carte de TINBERGEN.

TINBERGEN, en 1940, décrit la végétation comme formée en totalité par *Sphagnum papillosum*. « L'identité de cette espèce,

dit-il, a souvent été contrôlée. Sur 96 échantillons reconnus sur le terrain comme appartenant à la tribu des *Cymbifolia*, 95 ont été déterminé, après examen microscopique, comme étant *Sphagnum papillosum*. Par conséquent, les déterminations de TINBERGEN sont exactes. Mais l'existence de *Sphagnum papillosum* couvrant la totalité de la surface de cette partie de la fagne wallonne est en contradiction avec notre relevé 8, fait dans cette même zone. Une étude très fouillée a été faite sur le terrain en comparant les carrés délimités par TINBERGEN dont le Prof. R. Bouillenne avait conservé les indications d'emplacement et les relevés, avec ceux que nous avons délimités nous-même 20 ans plus tard dans les mêmes emplacements (à 10 mètres près). Elle a montré nettement que les associations ont évolué ou si l'on veut ont changé de place :

1) Les limites du *Sphagnetum papilloso vagineto-narthecietosum* ont peu changé, mais, dans cette association, la zone à « Schlenken » s'est rétrécie très sensiblement, au profit de *Sphagnum papillosum*, ce qui enrichit l'association.

2) Le *Sphagnetum papilloso vaginetosum* que l'on peut déduire des carrés de TINBERGEN, a fait place au *Sphagnetum papilloso vagineto-sphagnetosum medii* : Diminution de *Scirpus caespitosus* et disparition de *Sphagnum molluscum*; développement de *Sphagnum medium*.

Les résultats de cette comparaison ont fait l'objet d'une publication récente (R. BOUILLENNE et M. STREEL 1957) à laquelle nous renvoyons. La conclusion est formulée comme suit :

« En Fagne wallonne, sur une période de 20 ans, la zone centrale à « Schlenken » s'est rétrécie. Parallèlement les îlots marginaux riches en *Sphagnum papillosum* se sont déplacés vers le centre de la tourbière, cédant la place à des coussins de « *Sphagnum medium* ».

B) EN FAGNE DE CLEFAY.

Dans les relevés que nous avons faits le long de la ligne d'inventorisation, l'abondance d'*Empetrum nigrum* nous a paru plus importante que ne l'avaient signalée en 1931 R. BOUILLENNE, M. BOUILLENNE-WALRAND et P. PREVOT.

Afin de ne laisser aucun doute subsister, nous avons relevé cette plante sur deux lignes, traversant la fagne sur sa plus grande longueur, parallèlement au tracé suivi par BOUILLENNE et Coll.

Une ligne passe par les parties où *Empetrum* est le plus abondant, l'autre passe par les parties où *Empetrum* est aujourd'hui le moins abondant.

En septembre 1930 : *Empetrum* avait une présence de 16 % ; en mars 1957, de 32 % à 69 %.

D'autre part, la fréquence du genre *Sphagnum* div. sp. était, en 1930, de 69 % ; aujourd'hui la fréquence de *Sphagnum recurvum* seul, atteint le maximum de 100 %.

Nous constatons donc, sur une période de 27 ans, un enrichissement non négligeable, du *Vaginato-Sphagnetum recurvi*. Soulignons aussi l'envahissement progressif de l'association par de nombreux épicéas, dont les semis sont incontestablement naturels, et qui accentuent la différence physionomique entre les tourbières de la fagne wallonne et celles de la Fagne de Clefay.

* * *

L'évolution se manifeste donc actuellement d'une manière ascendante, c'est-à-dire que le tapis végétal tend à s'éloigner de la nappe aquifère. Dans le tableau (Fig. XVIII) nous avons accentué les flèches indiquant l'évolution là où elle s'accuse le plus.

Il n'en a cependant pas toujours été ainsi :

Lors de l'étude de la répartition de chaque groupe écologique, nous avons insisté sur la présence dans l'horizon inférieur de plusieurs transects, d'une couche dense à *Eriophorum vaginetum*. Elle apparaît, sous le *Sphagnetum papilloso vaginetosum* dont l'installation paraît avoir été assez brutale. A ce moment, le tapis végétal évolua donc vers des associations plus proches de la nappe aquifère.

Cette installation laisse supposer l'entrée en jeu de facteurs climatiques ⁽¹⁾ qui auraient « stabilisé » la végétation à *Eriophorum vaginatum* avant de permettre l'installation de *Sphagnum papillosum*. La présence à cet endroit, encore aujourd'hui, de nombreux lichens suggère l'hypothèse suivante : la végétation à *Eriophorum vaginatum* aurait subi les effets d'un climat rigou-

⁽¹⁾ Un incendie superficiel ne peut être tenu responsable de la disparition de nombreuses linaigrettes puisque cette espèce se révèle au contraire, un pyrophyte très résistant (Voir DEUSE, RAMAUT, STREEL, 1957).

reux, à longues périodes de gel dont les résultats seraient la disparition des sphaignes et la « stabilisation » des linaigrettes par les lichens.

GODWIN et CONWAY (1939) ont insisté sur l'abaissement du plan d'eau des tourbières sous un climat sec. Cet abaissement permet d'expliquer la disparition des sphaignes et l'humification plus poussée de la couche de tourbe émergée.

L'avènement d'une phase climatique humide autorisant un nouvel affleurement du plan d'eau aurait ensuite permis l'installation sur cette surface stabilisée d'un nouveau tapis de sphaignes, encore en croissance actuellement.

CONCLUSIONS DU CHAPITRE II : L'ÉTUDE DES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES DES PARTIES CENTRALES DES TOURBIÈRES.

La confrontation du tableau d'évolution de la végétation, avec l'extension topographique des différents groupements se révèle fructueuse.

Elle nous permet, en effet d'établir ce qui suit :

1) Le *Rhynchosporium albae*, qui fait partie « des éléments de réparation », n'existe qu'au centre de la fagne wallonne, sur une superficie qui n'atteint pas un hectare, soit le 1/100^e de la superficie des tourbières « intactes » et il n'est pas absolument typique. Par déduction, 99 % des tourbières « intactes » évoluent actuellement d'une manière ascendante et correspondent à ce qu'on peut appeler, avec DUVIGNEAUD (1949), un *complexe de croissance* ;

2) Au sein de ce complexe de croissance l'évolution de la végétation est nettement perceptible à l'échelle d'une vie humaine, pour autant qu'on s'intéresse au développement des sous-associations. En effet au niveau des associations, nous n'avons pu constater qu'un enrichissement du *Sphagnetum papillosum* en fagne wallonne, du *Vaginatum-Sphagnetum recurvum* en fagne de Clefay.

Au niveau des sous-associations, nous pouvons constater les évolutions suivantes :

a) *Vaginato Sphagnetum recurvi* → *Vaginato Sphagnetum recurvi sphagnetosum medio-rubelli*.

b) *Sphagnetum papilloso vaginetosum* → *Sphagnetum papilloso vagineto-sphagnetosum medii*.

3) L'enrichissement simultané de ces associations met en évidence les divergences qui opposent la végétation des deux tourbières et les liaisons sociologiques qui apparaissent dans leur évolution. On peut prévoir que les types de végétation de la Fagne wallonne s'orientent vers ceux de la fagne de Clefay.

4) L'association végétale *climacique actuelle* doit être recherchée parmi les associations stables de la fagne de Clefay. La succession suivante : *Vaginato-Sphagnetum recurvi* → *Vaginato-Sphagnetum recurvi sphagnetosum medio-rubelli* → *Sphagnetum medio-rubelli vaginetosum* est proposée. Lequel de ces trois groupements est le plus stable ?

Le dernier est étroitement localisé aux terrains horizontaux, qui représentent dans les tourbières étudiées une étendue de faible importance. Le premier n'atteint son optimum que sur la pente (d'environ 30°) exposée au Nord.

L'association intermédiaire occupe une surface très étendue et sa localisation plus large nous paraît correspondre à la définition d'une association climacique (Climax édaphique).

5) En fonction de cette opinion, on peut admettre que les associations végétales à Sphaignes de la fagne wallonne accusent un *retard* par rapport aux associations de la fagne de Clefay.

6) La structure actuelle du *Sphagnetum papilloso vaginetosum*, montre une installation brutale de ce groupement sur un *Vaginato-Sphagnetum recurvi*. Cette installation ne peut être attribuée à un facteur humain récent.

Écologiquement, nous avons relevé l'influence néfaste du gel sur les touradons de Linaigrettes, entraînant l'étiollement des feuilles cylindriques et l'envahissement par des Lichens. L'abondance actuelle des Lichens dans la zone critique pourrait être interprétée, provisoirement, comme le résultat d'anciennes longues périodes de gel qui auraient « stabilisé » la végétation à Linaigrettes.

Étant donné que le développement d'une association à *Sphagnum papillosum* au dépens d'une surface stabilisée indique

un rapprochement entre la nappe aquifère et la surface de la végétation, il faut supposer qu'un climat humide a succédé au climat à longues périodes de gel. Rien ne nous permet de distinguer ce climat humide du climat actuel.

7) Le retard sociologique des associations de la fagne wallonne sur celles de la fagne de Clefay étant clairement aperçu, il nous faut maintenant l'expliquer.

Le retard consiste essentiellement dans le maintien, en fagne wallonne, du *Sphagnetum papilloso vaginato-narthecietosum*, dont on ne trouve en fagne de Clefay que des fragments sans la moindre importance dynamique.

Nous avons supposé dans la première partie de ce travail que les microclimats sont sensiblement identiques sur les deux tourbières et l'on peut admettre qu'il en a été toujours ainsi, étant donné leur position géographique proche l'une de l'autre sur le versant N-O des Ardennes. Les influences humaines ne peuvent être invoquées puisqu'aussi bien, nous n'avons examiné que les associations végétales des zones de tourbières intactes. Par contre les conditions topographiques et les facteurs édaphiques diffèrent dans les deux tourbières en ce que l'extension de l'assise tourbeuse sur le flanc du setchamps de Botrange est plus importante que celles existant sur les flancs homologues des Setchamps de Clefay et du Pannensterz. L'étude de ces assises tourbeuses peut nous ouvrir de nouveaux horizons sur les causes qui occasionnèrent un tel retard de la végétation de la fagne wallonne.

Dans les paragraphes suivants, nous nous proposons d'élargir notre analyse à l'ensemble des formations tourbeuses occupant les pentes des setchamps et alimentées par les sources qui suintent à partir des nappes aquifères de ceux-ci. Ces formations tourbeuses soligènes ne sont pas intactes ; elles ont subi plus particulièrement l'action humaine.

CHAPITRE III

ÉTUDES DES PARTIES EXPLOITÉES DES DEUX TOURBIÈRES

1. ÉTUDE DE LA VÉGÉTATION.

La plus grande partie des deux formations tourbeuses que nous avons parcourues a été drainée. BOUILLENNE (1939, etc...), DEUSE, 1948, ont mis en évidence l'envahissement de ces surfaces par *Molinia coerulea*. Il semble que ce phénomène soit le résultat de l'assèchement progressif de la tourbe jusqu'à un certain niveau d'imbibition favorable à cette espèce et peut-être aussi serait-il dû aux modifications qui se sont produites dans la stabilité du plan d'eau (P. DEUSE, 1957).

Ça et là subsistent de petits îlots de végétation à Sphaignes où se reconnaissent des associations végétales physionomiquement proches de celles que nous avons étudiées dans la partie intacte de ces formations tourbeuses.

Nous avons fait 20 relevés. Ils font l'objet du tableau Fig. XIX. Dans ce tableau, les différentes espèces sont classées dans l'ordre que nous avons défini dès le premier tableau de relevés (Fig. III). Les colonnes sont groupées suivant la méthode déjà décrite.

Nous avons isolé les groupements végétaux suivants :

Une Ass. à *Scirpus caespitosus* et *Sphagnum papillosum* variante à *Molinia coerulea* (Rel. 1 et 2) couvre les surfaces actuellement fauchées. Cette association est établie sur un horizon compact de débris organiques, résultant surtout du passage de la faulx, et surmontant une faible épaisseur de tourbe.

Une Ass. à *Narthecium ossifragum*, *Sphagnum imbricatum* et *S. papillosum* est installée en plages allongées orientées dans le sens de la pente. C'est l'association qui a permis à BOUILLENNE (1933) de localiser les points de source en lisière des setchamps. L'association est voisine du *Sphagnetum papilloso vagineto-narthecietosum* mais s'en distingue par l'abondance de *Narthecium ossifragum*, de *Sphagnum imbricatum*, de *Viola palustris*, etc.

Signalons que cette association était plus répandue, il y a une vingtaine d'années : notamment, en fagne wallonne, sur les flancs du setchamps de Clefay. (Communication orale du Prof. BOUILLENNE).

Si l'alimentation en eau n'est pas régulière, *Molinia coerulea* est abondant dans l'association : (Rel. 3 et 4).

Par contre, si la nappe aquifère est en permanence en surface, l'association s'enrichit en *Carex* et *Sphagnum recurvum* : sous-association à *Carex Goodenoughii* et *Sphagnum recurvum* (Rel. 7 et 8), qui prend un développement considérable aux endroits où l'écoulement de l'eau est ralenti. Nous pensons que l'association contribue elle-même en s'édifiant, à l'arrêt du ruissellement superficiel de l'eau et par conséquent, à l'élimination de *Narthecium ossifragum* (Rel. 5 et 6). D'autre part, le captage artificiel des sources accélère ce processus et l'oriente vers la dominance d'un peuplement de *Molinia coerulea*.

Ces deux associations sont étroitement localisées à la périphérie des formations tourbeuses. Elles caractérisent la végétation de petites tourbières soligènes, sous la stricte dépendance de l'eau qui suinte des setchamps. Elles apparaissent actuellement en voie d'élimination et sont dans tous les cas clairsemées car de nombreuses sources ont tari à la suite du drainage des setchamps eux-mêmes.

* * *

Les fosses d'exploitations de tourbe remplies d'eau ont stabilisé localement le plan d'eau et réalisent ainsi des conditions écologiques propres à la réinstallation d'associations turfigènes. Après FOUARGE (1936) nous avons décrit (DEUSE, RAMAUT et STREEL, 1957) différentes possibilités de recolonisation d'une surface où la tourbe a été exploitée. Nous constatons le développement centrifuge de plages de *Sphagnum recurvum*, qui tend à donner au tapis végétal, l'aspect d'une mosaïque de *Vaginato-Sphagnetum recurvi* et de peuplements purs à *Molinia coerulea*. Le groupement initial est un *Vaginato-Sphagnetum recurvi caricetosum* (Rel. 12 et 17).

Parfois se développe au centre de cette association un large coussin de *Sphagnum papillosum* : (Rel. 9 et 10).

Cependant, en quelques endroits, se rencontrent encore des aspects de végétation, floristiquement plus riches ; *Sphagnum recurvum* y domine toujours, qu'il s'agisse d'une cariçaie près d'un ruisseau d'érosion ou d'un bois clair de bouleaux sur un ressaut du sol. Nous avons caractérisé les groupements végétaux suivants :

a) Un *Vaginato-Sphagnetum recurvi sphagnetosum medio-rubelli*. (Fragment). Le relevé 14 est fait sur une butte de tourbe non exploitée. *Sphagnum rubellum* y est en voie de disparition. Ailleurs, l'envahissement par la Molinie est important et les Sphaignes sont éliminées. Nous avons ouvert un transect dans un aspect moyen de cette association altérée. Les caractéristiques écologiques des associations de tourbières ne s'y retrouvent que partiellement (les Bruyères et Hépatiques sont orientées au S-O, mais la nappe aquifère est beaucoup plus profonde que dans la tourbière intacte ; à 20 cm au moment du relevé), la tourbe émergée au-dessus du plan d'eau est à ce point pourrissante et humifiée que l'identification des débris organiques est difficile et sujette à caution. On peut parler ici d'une disjonction entre la nappe aquifère de la végétation (tapis de sphaignes) et la nappe aquifère de la tourbe (saturation des colloïdes) (BOUILLENNE, 1954).

b) Un *Vaginato-Sphagnetum recurvi cariceto-vaccinietosum uliginosi* (Rel. 11) riche en *Carex* div sp. (*Carex rostrata*, *C. Goode-noughii* etc...). On peut constater de nombreux faciès de transition, entre cette association et un *Vaginato-Sphagnetum recurvi betuleto-vaccinietosum uliginosi* (Rel. 15 et 16).

Dans cette dernière association, *Trientalis europea*, espèce boréale, est abondante.

Ces faciès de transition nous permettent de relier les deux groupements. Il apparaît très clairement, que l'association forestière est détruite par l'envahissement du groupement subaquatique. On pourrait expliquer cette évolution par un tassement de la tourbière sous le poids des arbres ; tassement qui provoque un rapprochement du plan d'eau et par suite la réinstallation des groupements turfigènes comme l'a décrit R. CHODAT dans les tourbières suisses.

c) La dernière association à *Carex rostrata* et *Sphagnum recurvum* est surtout développée au voisinage des tourbières

FIG. XIX. — Tableau des relevés dans les tourbières altérées.

N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Altitude	670 m	670 m	650 m	650 m	650 m	625 m	650 m	665 m	600 m	665 m	630 m	615 m	650 m	650 m	630 m	630 m	650 m	650 m	625 m	625 m
Surface relevée (en m ²)	100	25	40	40	100	10	5	10	100	25	100	50	5	10	200	25	5	10	10	100
Recouvrement de la strate sous-arbustive (%)	—	—	—	60	10	10	—	—	10	—	20	5	100	5	5	10	—	—	—	—
Recouvrement de la strate herbacée (%)	100	80	60	50	90	60	80	90	60	100	80	80	20	100	100	80	90	100	89	70
Recouvrement de la strate muscinale (%)	20	80	90	60	70	100	100	80	100	25	80	80	40	60	20	60	50	100	100	90
Exposition	NE/2°	NE/3°	NE/3°	NE/4°	N/3°	SE/1°	NE/1°	NE/3°	N/3°	N/1°	NE/2°	N/2°	NE/4°	—	N/2°	NE/4°	E/2°	—	S/1°	—
Épaisseur de la tourbe (dm)	5	4	10	7	7	12	14	10	15	11	14	22	7	18	15	10	6	5	10	11
<i>Caractéristiques d'unités supérieures à l'association</i>																				
Oxycoccus quadripetalus (S.m.)	1.2	+	+	2.2	2.2	2.2	2.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	—	2.2	+	1.2	—	+	1.2	2.2
Andromeda polifolia	+	+	—	+	—	1.1	2.1	+	1.1	+	1.1	+	—	+	+	+	—	—	2.1	+
Eriophorum polystachium	1.1	2.1	2.1	2.1	2.1	1.1	1.1	2.1	2.1	2.1	+	1.1	+	1.1	—	+	—	1.1	1.1	2.1
Odontoglossum Sphagni.	+	+	—	+	+	—	+	—	—	+	—	+	2.4	2.4	+	—	—	—	—	—
Cephalozia connivens	—	—	—	+	+	—	+	+	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—
Cephalozia bicuspidata	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—
Cephalozia elachista	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—
Calypogeia spiculicola	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—
Gymnocolea inflata	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	1.2	—	—	—	—	—	—

Eriophorum vaginatum	2.2	+	2.3	1.2	2.2	2.2	1.3	3.3	3.3	2.3	1.2	2.3	4.3	4.3	1.2	+	1.2
Sphagnum recurvum	1.2	2.2	-	2.4	3.4	3.4	3.2	2.2	2.2	4.5	-	-	-	-	+	3.3	4.4
Bor. Empetrum nigrum (S.s.a.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bor. Empetrum nigrum (S. h.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ath. Narthecium ossifragum	1.1	2.4	3.4	3.4	2.4	-	3.4	3.1	+	+	+	1.4	-	-	1.1	+	-
Ath. Sphagnum imbricatum	-	-	3.4	2.4	2.4	2.2	1.2	2.2	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-
Ath. Sphagnum papillosum	2.2	2.2	2.3	3.4	1.4	2.4	1.2	2.2	2.4	2.4	1.2	-	-	1.2	-	2.3	1.2
Scirpus caespitosus ssp. germ.	3.3	3.3	1.1	1.3	-	+	+	1.2	-	+	-	1.2	-	-	+	+	-
Sphagnum molluscum	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Sphagnum medium	-	-	-	-	-	-	-	2.2	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-
Sphagnum rubellum	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sphagnum cuspidatum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Menianthes trifoliata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Carex rostrata	-	-	-	-	-	-	2.1	2.1	3.1	3.1	+	2.1	1.1	+	+	2.2	3.1
Carex Goodenoughi	-	-	-	-	-	-	3.4	3.1	+	-	-	1.1	2.2	-	-	-	-
Carex echinata	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-
Carex canescens	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Viola palustris	-	-	-	+	-	-	1.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Agrostis canina var. stolonif.	-	-	-	-	-	-	2.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gallium uliginosum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Drepanocladus uncinatus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Juncus acutiflorus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Juncus effusus	-	-	-	-	-	-	-	-	1.4	-	-	-	-	-	-	-	-
Salix repens	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.4	-	-	-	+	-
Betula pubescens (S.A.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Betula pubescens (S.a.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Betula pubescens (S.s.a.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Betula pubescens (S.b.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bor. Vaccinium uliginosum (S.s.a.)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Vaccinium myrtillus (S.s.a.)	-	-	-	-	-	-	2.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Vaccinium myrtillus (S.b.)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bor. Trientalia europaea	1.1	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Picea excelsa (S.a.)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Picea excelsa (S.s.a.)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Picea excelsa (S.b.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Mollnia coerulescens	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Deschampsia flexuosa	3.2	3.2	3.3	3.2	2.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	2.3	1.3	2.2	1.2	1.2	2.2
Potentilla erecta	+	+	-	+	+	-	-	1.2	1.2	-	+	+	3.2	1.2	1.2	+	-

N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Différentielles d'autres associations et compagnes.</i>																				
<i>Calluna vulgaris</i> (S.s.a.)	3.2	2.2	—	1.3	1.3	1.3	—	1.2	1.3	—	2.3	1.3	2.2	1.3	+	+	—	—	—	—
<i>Calluna vulgaris</i> (S.b.)	—	—	—	3.2	—	—	2.2	1.2	—	2.2	2.2	2.2	—	2.2	+	+	+	—	—	1.2
<i>Entodon Schreberi</i>	2.2	1.2	3.2	3.2	1.2	1.2	+	1.2	2.2	+	2.2	2.2	3.4	2.2	+	+	+	—	—	1.2
<i>Atl. Erica Tetralix</i>	1.2	+	—	1.2	—	2.2	2.2	+	+	+	+	+	—	1.2	+	1.2	—	—	—	+
<i>Polytrichum strictum</i>	—	+	1.3	—	—	+	2.2	—	1.2	—	+	2.3	—	+	—	+	2.2	2.2	+	2.2
<i>Dryopteris spinosa</i> Var. <i>austriaca</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—
<i>Vaccinium Vitis Idaea</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	2.2	—	—	—	—	—
<i>Luzula pilosa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.2	—	—	—	—	—
<i>Galium hercynicum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Melampyrum pratense</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Polygala serpyllifolia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Succisa pratensis</i>	—	—	1.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Carex panicea</i>	—	—	—	—	+	—	+	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Orchis maculata</i>	—	—	+	—	—	—	1.1	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	1.1	—
<i>Calligon stramineum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dicranum scoparium</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Thuidium tamariscinum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
<i>Mnium hornum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dicranella heteromalla</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aulacomnium palustre</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	+	—	—	—	—	—
<i>Leucobryum glaucum</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	+	—	—	—	—	—
<i>Sphagnum acutifolium</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sphagnum compactum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
bor. <i>Sphagnum fimbriatum</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sphagnum palustre</i>	—	1.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.2	—	—	—
<i>Cladonia impepa</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

LOCALISATION DES RELEVÉS.

N°	Número	Lieu dit et localisation	Date
1.	(10.029)	Fagne Rasquin	23/7/54
2.	(10.043)	Setchamps de Botrange	24/7/54
3.	(10.038)	Fagne Rasquin	23/7/54
4.		Fagne Rasquin	1/6/56
5.		Fagne Rasquin	1/6/56
6.		Partie sud-est du setchamps de Clefay	2/5/57
7.	(10.034)	Drelo	27/7/54
8.	(10.035)	Drelo	24/7/54
9.		Fagne de Clefay	2/5/57

Fagne Rasquin	24/7/54
Fagne de Clefay	2/5/57
Helle	5/8/54
Fagne Rasquin	1/6/56
Drelo	27/7/54
Drelo	4/8/53
Drelo	4/8/54
Drelo	27/7/54
Drelo	27/7/54
Fagne wallonne	28/7/54
Fagne wallonne	3/9/54

En outre : *Anemone nemorosa* +
 En outre : *Sorbus aucuparia* +

« intactes ». Elle colonise les bords des ruisselets d'érosion qui serpentent à la surface de ces tourbières.

Actuellement, les plus importants de ces ruisselets sortent *du creux même de la tourbière*. Il n'en a pas toujours été ainsi. Jadis, probablement avant l'épuisement des sources des set-champs, les ruisselets les mieux marqués *entouraient* la partie de la tourbière, actuellement encore intacte. C'est visible, sur la carte de FERRARIS (1772) et sur une carte du Cadastre prussien (1827). Aujourd'hui ces cariçaies ne constituent plus que des tronçons espacés, mais leur alignement nous permet de les identifier avec les ruisselets des cartes anciennes. Du point de vue phytosociologique, ces tronçons de cariçaies sont intéressants car ils sont les vestiges d'une formation aquatique qui possède des analogies de flore et de localisation avec un « Lagg ».

La terminologie des phytosociologues scandinaves donne au mot « Lagg » la signification d'un affleurement de la nappe d'eau entourant les parties bombées, uniquement ombrogènes, des tourbières nordiques (Eigentlichen Hochmoor, OSVALD, 1925). Selon VON POST et SERNANDER (1910), le « Lagg » subit au cours de la croissance en hauteur de la tourbière bombée, un mouvement de translation, qui le fait progresser sur les flancs de la cuvette où la tourbière se développe. Sa végétation est considérée comme une relique de la végétation qui a précédé, au creux de la cuvette, l'installation des groupements ombrogènes.

Sans aller ici, jusqu'à identifier les ruisselets dont nous parlons, à un véritable « Lagg », leur présence nous permet de penser que les parties centrales des deux formations tourbeuses, plus ou moins horizontales, ont toujours pu être distinguées et même séparées des tourbières de pentes périphériques installées sur les flancs des setchamps.

EN CONCLUSION de l'étude des zones exploitées des deux tourbières, plusieurs faits apparaissent :

1) Les associations décrites sont caractérisées par la présence de *Molinia coerulea*.

2) L'association climacique est très rare ; l'ensemble des associations qui se trouvent dans cette zone évoluent vers le *Vaginato-Sphagnetum recurvi*, association que nous avons définie antérieurement comme étant précurseur de l'association clima-

cique. On peut y constater la localisation de la grande majorité des stations d'*Empetrum nigrum* sur le versant nord des tourbières.

3) Si on fait abstraction des groupements à caractères anthropiques récents, une zonation des associations apparaît à l'examen de la carte ; de la périphérie aux parties centrales intactes, on trouve successivement :

- Ass. à *Narthecium ossifragum*, *Sphagnum imbricatum* et *S. papillosum*.
- *Vaginato-Sphagnetum recurvi betuleto* ou *cariceto-vaccinietosum uliginosi*.
- *Vaginato-Sphagnetum recurvi sphagnetosum medio-rubelli* avec des coulées d'une association sub-aquatique à *Carex rostrata* et *Sphagnum recurvum*.

4) Il apparaît en fagne wallonne une solution de continuité entre le *Sphagnetum papillosum-vaginetum-narthecietosum* du centre de la tourbière et l'Ass. à *Narthecium*, *Sphagnum imbricatum* et *S. papillosum* de la périphérie. Sociologiquement, les deux associations, bien que de physionomies voisines, sont nettement distinctes.

Les tourbières attenantes aux setchamps de Botrange sont actuellement beaucoup plus riches en *Narthecium ossifragum* que celles attenantes aux setchamps de Clefay et du Pannensterz. De plus, l'association à *Narthecium*, *Sphagnum imbricatum* et *Sph. papillosum* n'existe pas en fagne de Clefay de manière notable.

5) Les plages buissonneuses de *Vaccinium uliginosum* sont une étape dans la succession, association à Linaigrettes — bois des bouleaux pubescents.

2. ANALYSE STRATIGRAPHIQUE DE LA TOURBE.

L'analyse stratigraphique a été menée suivant trois techniques :

- 1) L'étude macroscopique de profils de la tourbière.
- 2) L'étude microscopique d'échantillons prélevés sur ce profil (structures de végétaux fossiles et analyse pollinique).
- 3) L'analyse colorimétrique du degré d'humification de la tourbe. (Méthode d'OVERBECK et SCHNEIDER, 1938).

Partout où c'était possible, nous avons utilisé les tranches d'exploitation de la tourbière dont nous avons rajeuni les parois en de nombreux endroits. Ailleurs (parties centrales surtout), nous avons prélevé les échantillons à la sonde. (Voir Profil, Fig. XXII).

Les profils étudiés sont situés approximativement sur une ligne allant de Botrange au Pannensterz. Nous les avons réunis pour constituer une coupe schématique de chaque assise tourbeuse.

Macroscopiquement le profil de la tourbière de Clefay montre que celle-ci a la même forme mais est moins épaisse que la tourbière de la fagne wallonne et, comme nous l'avons dit, que chacune des assises tourbeuses est plus développée sur les pentes orientées au nord-est.

a) *Analyse des structures fossiles conservées.*

Les flancs de ces deux tourbières reposent sur un lit de bouleaux parmi lesquels on rencontre parfois des souches de chênes et d'aulnes (voir BOUILLENNE, 1939). Nous ignorons si ces arbres fossiles tapissent également le fond de la tourbière au creux du col. La tourbe que nous y avons prélevée à la sonde ne nous a montré aucune structure végétale identifiable.

La masse tourbeuse est formée essentiellement par *Eriophorum vaginatum*, soit *en mélange* avec des restes fossiles de bouleaux sur les flancs, soit *en mélange* avec des débris denses de sphaignes bien caractérisées sur les replats correspondants aux cols.

Cependant, sur le flanc de Botrange orienté au N-E, une tourbe à *Narthecium ossifragum* s'intercale entre le lit de bouleaux et la tourbe à linaigrettes (STREEL, 1957).

Nous n'avons pas trouvé ailleurs trace de cette tourbe spéciale dans les nombreux profils étudiés, en dehors de cette partie de la coupe ⁽¹⁾. Cette couche à *Narthecium ossifragum* remonte très haut vers Botrange, comme le montrent quelques îlots non exploités. Rien ne nous permet cependant de raccorder cette couche aux petites coulées actuelles de cette plante.

(1) Une tourbe analogue a été analysée, du point de vue chimique, dans la tourbière de Weiwertz (DEUSE, RAMAUT et STREEL 1957.)

La tourbe à *Eriophorum vaginatum* est plus dense sur les flancs qu'au creux des deux tourbières. Sur les flancs, elle alterne avec des restes fossiles de *Betula* et de *Vaccinium uliginosum* se trouvant à un mètre environ sous la surface actuelle. En périphérie de la tourbière, la tourbe à bouleaux s'est accumulée jusqu'aujourd'hui, sans discontinuité.

L'analyse microscopique de ces profils nous apprend que la couche à chênes et bouleaux qui repose sur l'argile est surmontée d'une tourbe amorphe (probablement une tourbe à *Carex*). Au dessus de cette couche, des restes de sphaignes apparaissent : *Sphagnum* de la tribu *acutifolia* surtout (*Sphagnum rubellum*, *acutifolium*, etc...). On les trouve aussi bien dans la tourbe à *Narthecium* que dans la tourbe à *Eriophorum vaginatum*. Plus haut, uniquement dans la couche à linaigrettes, il y a quelques *Sphagnum medium* et *Sph. trib. cuspidata* ; au sommet du profil, uniquement, quelques *Sph. trib. cuspidata*.

Au niveau du col de chacune des deux tourbières, la tourbe à sphaignes est beaucoup plus développée que sur les pentes. On observe par sondage que dans le fond, il y a une tourbe amorphe surmontée comme sur les pentes d'une couche à *Sphagnum trib. acutifolia*. La tourbe à *Eriophorum vaginatum* est ici, par contre, mêlée à d'abondants débris de *Sphagnum imbricatum*, sur une épaisseur de plusieurs mètres. Symétriquement dans les deux fagnes ce *Sphagnum* disparaît à quelques décimètres sous la surface actuelle de la tourbière, immédiatement sous la couche dense à *Eriophorum vaginatum* que nous avons signalée dans les transects ouverts dans les parties intactes. En fagne wallonne, nous avons identifié, dans la couche à *Sphagnum « acutifolia »* quelques rhizomes de *Narthecium*. Dans la tourbe à *Sphagnum imbricatum*, nous avons rencontré, une fois seulement, des débris fossiles analogues, sans pouvoir les identifier avec certitude.

La couche de *Sphagnum papillosum* n'apparaît qu'à la surface. Très répandue en fagne wallonne, il est remarquable qu'elle y repose sur la tourbe à linaigrettes, plus ou moins mêlée à celles-ci, aussi bien sur la pente que sur le replat.

b) Analyse pollinique.

La majorité des tourbières du plateau des Hautes-Fagnes s'est installée dans la seconde partie de la période boréale. Les diagrammes polliniques établis jusqu'à ce jour sont presque una-

nimes sur ce point. (Voir R. et M. BOUILLENNE-WALRAND et coll. 1937 et STREEL 1958). Il est certain que ces tourbières se sont formées, au moment de la période boréale où le *Quercetum Mixtum* montre pour la première fois une progression (Pourcentage supérieur à 20 %) qui en s'accroissant, marquera la fin de cette période.

Les analyses polliniques sommaires que nous avons réalisées dans 4 profils (Voir emplacements et diagrammes sur la Fig. XXII) confirment une fois de plus l'installation des tourbières vers la fin de la période boréale. On peut supposer en examinant nos diagrammes que la tourbe accumulée au fond des tourbières de col, est un peu plus ancienne (maximum de *Betula* plus élevé), que la tourbe accumulée au fond des tourbières de pentes.

Il est visible qu'à cette époque, les sphaignes sont beaucoup plus développées dans les tourbières de col, que dans les tourbières de pentes. Le nombre de spores y dépasse souvent dix fois le nombre total du pollen forestier (moins le noisetier), soit plus de 1.000 % ; alors que sur les pentes, on compte à peu près autant de pollen que de spores. Le faible pouvoir de dispersion de ces spores, permet seulement selon nous, des comparaisons locales.

Le diagramme établi dans la tourbière de pente en Fagne wallonne nous permet également de dater la couche de tourbe à *Narthecium*, au début de la période atlantique (Phase VIIIa de PERSCH 1950). On y constate en effet la présence de maxima de *Corylus*, atteignant environ 100 % (C² pour PERSCH 1950).

L'« embrouyement » de ces tourbières et leur boisement partiel en bouleaux semblent dater de la fin de cette période atlantique.

La moitié de l'épaisseur totale des tourbières de pentes étudiées a été édifiée pendant la période atlantique ce qui confirme la conclusion tirée de l'examen comparatif de plusieurs diagrammes polliniques (STREEL 1958) : la tourbe s'est édifiée pendant la période atlantique beaucoup plus rapidement (environ 55 cms par millénaires contre 38 cm au subatlantique et 17 cms au subboréal) que sous les autres climats.

L'apparition de pollen de *Fagus* marque dans nos diagrammes la fin de cette période atlantique.

c) Analyse colorimétrique du degré d'humification.

Depuis GRANDLUND (1932), chacune de ces périodes climatiques a été divisée car dans les couches de tourbe correspondantes, on peut distinguer des alternances de constituants végétaux :

particulièrement, en Suède aux dates suivantes : 2.300 avant J. C. (R. Y. V) ; 1.200 avant J. C. (R. Y. IV) ; 500 avant J. C. (R. Y. III) ; 400 après J. C. (R. Y. II) ; 1.200 après J. C. (R. Y. I).

GRANDLUND a appelé les surfaces de séparation de ces couches : surfaces de récurrence. Elles correspondent à la superposition d'une tourbe faiblement humifiée à une tourbe plus fortement humifiée.

Le degré d'humification d'une tourbe, étant en rapport avec le degré d'humidité du climat sous lequel elle s'est formée, GRANDLUND a été conduit à admettre 5 oscillations climatiques qu'il a datées à partir de découvertes archéologiques.

Une de ces surfaces de récurrence (R. Y. III) semblait correspondre au « Grenz horizon » décrit par WEBER, et qui est très visible dans les tourbières du Flachland allemand.

Les auteurs ont longtemps cru voir dans ces surfaces de récurrence, un phénomène synchrone en Europe occidentale.

Or, à la suite des travaux de VAN ZEIST (1955) et OVERBECK (1957), il devient nécessaire de revoir cette opinion, car ces auteurs ont démontré l'existence de surfaces de récurrence qui ne sont pas synchrones d'un endroit à l'autre d'une même tourbière. Il semblerait donc plus exact de dire que les surfaces de récurrence sont seulement « contemporaines ».

* * *

Une technique de mise en évidence des surfaces de récurrence a été proposée par OVERBECK et SCHNEIDER (1938). Ces auteurs évaluent par colorimétrie l'importance de l'humification des différents horizons de tourbe.

Les produits d'extraction par NaOH (5 %) (1 gr de tourbe / litre) qui sont les « matières humiques » et hémicelluloses, présentent au colorimètre un certain coefficient d'extinction, dont la valeur est une mesure relative du taux d'humification.

Nous avons analysé par cette technique la partie supérieure d'un profil dans la tourbière de pente en fagne wallonne.

Les résultats sont l'objet de la première partie de la figure XX. Une surface de récurrence est visible à 40 cms de profondeur ; elle est superposable aux surfaces de récurrence que montrent des analyses colorimétriques faites par OVERBECK et par PERSCH, à la tourbière royale.

Stratigraphie du Subatlantique supérieur

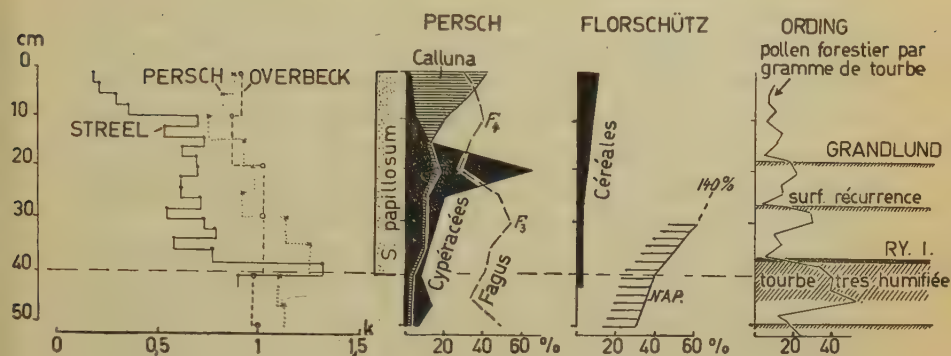


FIG. XX. — Stratigraphie comparée du Subatlantique supérieur.

Cette surface de récurrence correspond, étant donné son niveau dans la tourbière, à l'horizon de tourbe à *Eriophorum* que l'on distingue sous le tapis végétal actuel. Elle témoigne d'un climat plus sec tel que nous l'avons supposé lors des conclusions du chap. III. Elle pourrait donc délimiter, au sein de la couche subatlantique, l'arrêt de croissance de *Sphagnum imbricatum*. Or ce phénomène a été signalé par FLORSCHÜTZ (1932) en Hollande ; JONAS (1935) en Allemagne du nord-ouest ; SCHWICKERATH (1937) et PERSCH (1950) dans les Hautes Fagnes (tourbière royale), GODWIN et CONWAY (1939) au pays de Galles. JONAS (1935) situe cet arrêt de croissance vers 1.200-1.300 après J. C. (R. Y. I. DE GRANDLUND) et l'attribue à une continentalisation brusque, c'est-à-dire un assèchement du climat. GODWIN et CONWAY (1939) étayent cette hypothèse en observant sur une tourbière du Cardiganshire, un horizon noirâtre de tourbe amorphe, situé immédiatement au dessus de la tourbe à *Sphagnum imbricatum*. Cet horizon contient de nombreux fragments de *Calluna* et correspondrait selon ces auteurs, à un embryonnement brusque de la surface tourbeuse. Au dessus de cet horizon, la végétation est constituée là-bas d'un *Sphagnetum papillosum*, qui correspond à la réinstallation du climat typique subatlantique : le climat actuel.

GODWIN (1954) écrit à ce sujet : « The humification of the old » *Sphagnum-Calluna* peat is now generally taken to be primary » and not secondary, the product of raised — bogs growing » very slowly and with surfaces (at least seasonally) very dry. » It is to be noted that we are still ignorant of the plant-communi- » ties which formed the old *Sphagnum-Calluna* peat, for macros- » copic remains in it are extremely decayed, and no systematic » work has been directed to characterising them by detailed » analysis of the local component of pollen and spores. It is » apparent that *Calluna* and often *Eriophorum vaginatum*, » played an important role in such communities ».

Remarquons encore que c'est aussi à 40 cms de profondeur dans la tourbière royale que débute *Sphagnum papillosum* c'est-à-dire entre les maxima F_2 et F_3 de la courbe de fréquence des pollens de *Fagus* (voir Fig. XX) et que ce niveau est daté par PERSCH, aux environs de 1.000 après J. C.

Ce niveau du subatlantique marque de plus le départ de l'extension des pollens non arborescents (N. A. P.). On peut constater sur la Fig. XX, cette extension, reprise du diagramme de FLORSCHUTZ 1939. C'est également, sur ce diagramme, le point de départ de la courbe des pollens de céréales.

Sur le diagramme de PERSCH, ce niveau marque le départ d'une forte extension des pollens de *Calluna* et des *Cypéracées*. Il est généralement considéré comme transitoire entre les phases XI et XII du subatlantique suivant la terminologie d'OVERBECK.

En parallèle avec ces observations, nous avons placé dans la figure XX une partie du tableau de ORDING (Suède) cité par VON POST (1946). ORDING caractérise les tourbes très humifiées par de fortes concentrations de pollen. Cette relation devra être vérifiée dans nos régions.

* * *

L'ensemble de nos observations nous invite donc à dater la surface de récurrence étudiée en Fagne wallonne, vers 1200-1300 après J. C.

Nous connaissons ainsi la date et la nature des événements climatiques qui ont introduit une discordance entre les végétations de la tourbière de la Fagne wallonne, et celles de la Fagne de Clefay.

Comment dès lors expliquer cette discordance ? Pourquoi la réhumidification du climat qui a immédiatement suivi la période sèche que nous venons de dater, a-t-elle provoqué l'installation d'associations plus hygrophiles en Fagne wallonne qu'en Fagne de Clefay ?

Nous pensons que cette localisation s'explique par le fait que c'est en Fagne wallonne seulement qu'existe un setchamps assez important pour tenir un réservoir d'eau capable d'alimenter une tourbière d'un type soligène.

Nous avons dit, en effet, que la tourbière de la fagne wallonne s'inscrivait en amphithéâtre dans le setchamps de Botrange. Le setchamps du Pannensterz, lui, est orienté de telle manière que l'alimentation en eau vers le col de la tourbière de Clefay (Voir carte Fig. I : B) est détournée soit vers la Helle, soit vers le Schwarzbach (Voir les flèches sur la carte, fig. I). Il ne présente, face au col, qu'une épine dorsale étroite : le Grand Haard. Des coulées à *Narthecium* ont peut-être existé sur les pentes vers la Helle, mais elles ne pouvaient influencer la végétation du col.

Quant au setchamps de Clefay, sa superficie est restreinte et de plus la dénivellation entre son sommet et les formations tourbeuses est faible. Il ne peut donc à notre avis jouer qu'un rôle secondaire dans la création d'une tourbière soligène.

Cependant plus récemment, l'exploitation de la tourbe (à partir du XVI^e siècle) sur les flancs de Botrange, a enlevé à la Fagne wallonne, son caractère de tourbière soligène.

Nous avons mis en évidence les différences qui existaient avant l'exploitation de la tourbe, dans le tapis végétal des deux tourbières. Maintenant, les conditions étant devenues, à la suite des exploitations, semblables sur ces deux tourbières, un rapprochement de leurs types de végétation se manifeste.

Notre hypothèse s'en trouve renforcée.

CONCLUSIONS DU CHAPITRE III : ÉTUDE DES PARTIES EXPLOITÉES DES DEUX TOURBIÈRES

Nous apportons de nos observations phytosociologiques et des études des profils, les conclusions suivantes :

1) Les deux tourbières se sont installées simultanément pendant la période transitoire boréale-atlantique.

2) La tourbification a été très intense durant la période atlantique ; plus marquée dès le début dans les tourbières de col que dans les tourbières de pente.

3) La tourbe s'est formée à l'intervention d'une association à *Eriophorum vaginatum* et *Sph.* « *tr. acutifolia* » qui a évolué :

a) sur les pentes, en ass. à *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum medium* et *S.* « *tr. acutifolia* », en alternance avec une sous-association, *betulo-vaccinietosum uliginosi*.

b) au creux du col, en ass. à *Sphagnum imbricatum* et *Eriophorum vaginatum*, apparemment sans lit de bouleaux.

4) Sur les flancs de Botrange, une association à *Narthecium* et *Sphagnum* « *tr. acutifolia* » souligne à la période atlantique le régime spécial en eau de cette partie de la tourbière.

5) Il apparaît également que la tourbe à *Eriophorum* est plus développée sur les pentes tandis que la tourbe à Sphaignes se localise sur les replats.

6) Au XIII^e et XIV^e siècle, une variation climatique dans le sens d'une continentalisation entraîne l'élimination de *Sphagnum imbricatum*. Dans la tourbe les touradons de linaigrettes forment un horizon compact sur l'ensemble des formations tourbeuses.

Sur cet horizon stabilisé se réinstalle bientôt une tourbière à sphaignes, dont l'élément colonisateur est un nouveau venu : *Sphagnum papillosum*.

En effet, le vaste setchamps de Botrange alimente en eau de manière particulièrement abondante la surface centrale de la Fagne wallonne ⁽¹⁾ ; d'où l'installation de *Narthecium ossifragum* sur la pente et de *Rhynchospora alba* sur le replat. Le setchamps de Clefay par suite de sa position défavorable vers la Fagne de Clefay voit ses nappes phréatiques détournées. Celles-ci n'interviennent guère dans l'évolution de cette tourbière qui s'oriente vers une croissance surtout ombrogène. C'est à ce moment, que naît la profonde différence entre les couvertures végétales des deux tourbières.

(1) L'amorçage de conditions écologiques différentes en fagne wallonne et en fagne de Clefay trouve un écho dans les phénomènes d'érosion que nous avons décrits au début de ce travail. On peut concevoir l'érosion en cirque, localisée uniquement en fagne wallonne, comme contemporaine de la réhumidification récente du climat qui a provoqué l'installation des peuplements à *Narthecium*.

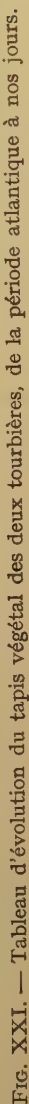


FIG. XXI. — Tableau d'évolution du tapis végétal des deux tourbières, de la période atlantique à nos jours.

Actuellement, les exploitations de tourbe ont rompu tout contact entre la partie centrale de la Fagne wallonne et les sources ; elles provoquent ou précipitent l'évolution du *Sphagnetum papilloso vagineto-nartheccietosum* vers l'association climacique.

Dans cette association climacique, l'invasion récente de *Sphagnum recurvum*, dont la vitalité est très grande, peut caractériser la phase actuelle de la période subatlantique.

Au cours des trois dernières périodes climatiques, on a donc eu schématiquement l'évolution indiquée au tableau, fig. XXI.

CHAPITRE IV

DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

La fagne wallonne et la fagne de Clefay font partie du complexe de tourbières à Sphaignes du plateau des Hautes-Fagnes.

Dans l'ensemble, ces deux tourbières sont localisées en des endroits bien déterminés entre deux crêtes et à cheval sur deux amphithéâtres, points de départ de rivières. Elles se présentent comme des Sattelmoor ou tourbières de col, entourées de petites tourbières de section lenticulaire, inscrites dans les pentes.

Elles reposent sur un sous-sol imperméable. L'influence humaine qui a sévi avec une intensité remarquable et sensiblement équivalente sur les deux fagnes, a cependant laissé, au centre des formations tourbeuses, des associations végétales « intactes » dont les caractéristiques mettent en évidence de profondes divergences floristiques et sociologiques entre elles.

Étudiées toutes deux, à la fois par les techniques phytosociologiques et par les techniques écologiques, ces parties intactes révèlent qu'elles sont en évolution : le dynamisme des groupements végétaux de la fagne wallonne où domine le *Sphagnetum papillosum*, oriente ceux-ci vers les groupements végétaux de la fagne de Clefay, qui sont constitués essentiellement par le *Vaginato-Sphagnetum recurvi sphagnetosum medio-rubelli*.

Sur le territoire étudié, le *Vaginato-Sphagnetum recurvi* est le plus répandu, ce qui infirme les conclusions de nombreux auteurs attribuant au *Sphagnetum papillosum*, une place prépondérante.

Il ressort de l'analyse des deux formations tourbeuses, ainsi que de l'étude stratigraphique de la tourbe, que les associations à *Narthecium ossifragum* et à *Sphagnum imbricatum* et *S. papillosum* sont tributaires avant tout autre facteur, d'une nappe phréatique soligène qui était surtout bien représentée dans la fagne wallonne où l'eau, non météorique, provenait du débit des sources nombreuses du vaste setchamps de Botrange. L'éli-

mination récente de cette nappe par drainage met visiblement en péril l'existence de ces associations.

La fagne de Clefay ne dispose pas, à ce point de vue, des mêmes caractéristiques topographiques et de la même venue d'eau des sources, de telle sorte que sa végétation a évolué vers la constitution d'un *Vaginato-Sphagnetum recurvi sphagnetosum medio-rubelli*.

Ce travail précise certains aspects phytosociologiques de l'association climacique actuelle des Hautes-Fagnes :

1) Elle paraît bien définie et n'est pas seulement localisée dans les deux tourbières étudiées ; la tourbière de la fange aux Mochettes, au plateau des Tailles et la tourbière du Rouge Ponceau au plateau de Nassogne présente la même association dominante.

2) Elle est caractérisée par une abondance considérable de *Eriophorum vaginatum*. Dans les tourbières nordiques, établies dans des cuvettes horizontales, les linaigrettes ne sont aussi abondantes qu'en périphérie du bombement de la tourbière, là où la pente s'accroît au voisinage du « lagg ». C'est le « Rand komplex » en terminologie des phytosociologues scandinaves. Alors qu'il n'occupe dans les régions continentales qu'une faible superficie des tourbières, il représente chez nous 90 % de leur surface.

3) *Sphagnum recurvum* s'est développé récemment et montre actuellement le plus de vitalité parmi les autres végétations de sphaignes. Selon nous, il caractérise à juste titre l'association végétale climacique.

Ce n'est pas une objection, à notre point de vue, si ce *Sphagnum* se rencontre également dans des cariçaies : ces cariçaies constituent un stade d'installation de la tourbière sur un plan d'eau stagnant et ne sont que transitoires. Une étude d'ensemble (non encore publiée) de tous les types de cariçaies du haut plateau nous a montré que l'extension de *Sphagnum recurvum* au-dessus de ce plan d'eau implique, sans alternance possible, une vocation de tourbière haute.

4) *Sphagnum medium* et *Sphagnum rubellum* existent sous forme de bosses dans le tapis végétal cespiteux. Le rôle de ces sphaignes a été très important dans la construction de la tourbière

comme en témoigne l'analyse stratigraphique. Actuellement, elles sont plus rares mais elles ne sont pas des reliques en voie de disparition : au contraire, la vitalité dans nos régions en est excellente, même dans des conditions défavorables. Deux relevés (relevés 15 et 16 du tableau, Fig. III) pris dans des tourbières à *Narthecium* près de Francorchamps sur les contreforts des Hautes Fagnes permettent de le voir clairement.

Elles prennent une forme différente et atteignent un développement beaucoup plus grand dans les régions plus continentales que la nôtre. Les relevés 17 à 20 du même tableau proviennent d'une tourbière de col à 800 m d'altitude dans le Rhön. Ils y montrent que *Sphagnum medium* et *Sph. rubellum* forment de larges tapis au niveau de la nappe aquifère (rel. 19) tandis que les coussins sont formés par le *Sphagnum fuscum* (rel. 17). Ces larges tapis occupent le centre de la tourbière et entourent d'énormes « Schlenken » (rel. 20) tandis qu'en périphérie, on peut observer un *Vaginato-Sphagnetum recurvi betuleto vaccinietosum uliginosi* typique (rel. 18). Cet aspect n'est jamais rencontré dans les Hautes-Fagnes.

L'étude stratigraphique que nous avons réalisée nous a permis de décrire à partir d'une association *Nartheciето-Sphagnetum « acutifoliae »* établie à la période atlantique sur une pente alimentée en eau de source, toute une série d'étapes successives jusqu'à l'association climacique actuelle et c'est au sein de cette association climacique que nous avons trouvé plusieurs bosses de *Sphagnum fuscum*, la meilleure caractéristique des tourbières exclusivement ombrogènes.

Ainsi, nous avons observé sur des profils de tourbières voisines, des maillons très éloignés l'un de l'autre le long d'une chaîne qui unit les associations les plus océaniques aux associations les plus continentales. Car on sait qu'il existe aujourd'hui, d'une part en Bretagne des tourbières soligènes, oligotrophes édifiées actuellement par un *Nartheciето-Sphagnetum acutifolii* DUVIGNEAUD 1949 ; d'autre part, dans les régions continentales de la Scandinavie et de l'U. R. S. S., des tourbières vivant dans un milieu très sec et constituées par un *Empetro-Sphagnetum fuscum* OSVALD, 1923, mêlé de nombreux coussins de *Sphagnum medium*.

C'est pourquoi nous pensons que :

— l'étude phytosociologique du tapis végétal d'une tourbière

doit tenir compte de la composition stratigraphique de la tourbe sous-jacente si l'on veut localiser les associations végétales qui le composent dans le cadre des grandes unités géographiques ; et que,

— les associations végétales à sphaignes sont beaucoup plus sensibles aux facteurs édaphiques qu'on ne l'admet généralement ; et que, par conséquent, les nombreux systèmes de classification à base climatiques ne tiennent pas suffisamment compte de ces facteurs édaphiques.

UNIVERSITÉ DE LIÈGE,
Laboratoire d'Écologie
de l'Institut de Botanique, et
Station scientifique des Hautes-Fagnes.
 (Direct. Prof. R. BOUILLENNE).

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

1. BASTIN, J. (Abbé), (1924), La fagne wallonne. Topographie et histoire d'un canton des Hautes Fagnes. (*Terre wallonne*, Charleroi).
2. — (1934), La via Mansuerisca. Antiquité classique. Liège.
3. BEIJERINCK, W. (1934), Sphagnum en sphagnetum. Nederlandsch Biologisch station (n° 6), Amsterdam.
4. — (1940), Calluna, a monograph on the Scotch heather. *Acad. des Sciences néerlandaises. Sc. nat.* Section II, partie XXXVIII, n° 4. Amsterdam.
5. BOUILLENNE, R. (1926), Évolution récente de la végétation des Hautes Fagnes du plateau de la Baraque Michel. *Bull. Soc. Royale Bot. Belg.* T. LVIII, fasc. 2.
6. — (1934), Cours d'éléments de Botanique — Partim Phytogéographie.
7. — (1934), Les eaux des tourbières du plateau de la Baraque Michel. *Ann. Soc. géol. Belg.* T. LVII, n° 5.
8. — (1938), Le futur parc national des Hautes Fagnes. Édition « Les Amis de la Fagne », Verviers.
9. — (1954), Facteurs climatiques et tourbières. *Ann. de l'Ecole nationale d'Agr. de Montpellier.* T. 29, fasc. 3 et 4.
10. BOUILLENNE, R. et M. (1937), Les Viviers du plateau de la Baraque Michel. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, n° 12, 6^e année.
11. BOUILLENNE, R. et M. et PRÉVOT, P. (1931), Une association végétale à Empetrum dans les fagnes de Clefay. *Bull. Cl. Sc. Ac. Roy. Belg.* 5^e série, T. XVII.
12. BOUILLENNE, R., DEUSE, P. et STREEL, M. (1956), Introduction historique à l'étude des tourbières de la fagne des Deux séries. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, n° 5.
13. BOUILLENNE, R. et STREEL, M. (1957), Évolution de la végétation dans une tourbière haute du plateau des Hautes-Fagnes (Fagne wallonne). Vol. jub. W. Robyns. *Bull. Jard. Bot. État.*
14. BOURGUIGNON, P. (1953), Associations minéralogiques des limons et argiles des hautes fagnes. *Ann. Soc. Géol. Belg.* T. 77.
15. BRAUN-BLANQUET, J. (1947), Les groupements végétaux supérieurs de la France, in BRAUN-BLANQUET, EMBERGER et MOLINIER, Instructions pour l'établissement de la carte des groupements végétaux. Castelnau, Montpellier.
16. — (1948), La végétation alpine des Pyrénées orientales, SIGMA 98, BARCELONE.
17. BRAUN-BLANQUET, J. et PAVILLARD, J. (1928), Vocabulaire de Sociologie végétale. Montpellier.

18. DEUSE, P. (1947 et 1948), Sur les caractères écologiques de *Molinia coerulea*. *Lejeunia*. Liège.
19. — (1957), Thèse annexe. *Doctorat en Sciences Botaniques*.
20. DEUSE, P., RAMAUT, J. et STREEL, M. (1957), Étude phytosociologique et biochimique de la tourbière de Weiwertz. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège* N^{os} 5 et 6.
21. DUVIGNEAUD, P. (1943a), Aperçu phytosociologique et phytogéographique des tourbières de l'Ardenne luxembourgeoise. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* T. LXXVI.
22. — (1943b), Les associations à *Empetrum* de Belgique. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* T. LXXV.
23. — (1939), La végétation lichénique des Hautes Fagnes. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* T. LXXI.
24. — (1946), La variabilité des associations végétales. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* T. LXXVIII.
25. — (1949), Classification phytosociologique des tourbières européennes. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* T. LXXXI.
26. FLORSCHUTZ, F. (1932), Resultate von Untersuchungen an einigen Niederländischen Mooren. *Rec. Trav. Bot. Neerl.* T. XXIX.
27. FLORSCHUTZ, F. et VAN OYE, E. L., (1937) Over de oudersdombepaling van de Vijvers op het plateau van het Belgisch Hoogveen. *Tijdschr. v. h. Kon. Nederl. Arrdrijsk. Genootsch.* T. 55.
28. FOUARGE, M. (1936), La recolonisation des tourbières exploitées de la Baraque Michel. *Bull. Soc. Roy. Sci. de Liège*, N^{os} 2, 3 et 4.
29. FREDERICQ, L. (1904), La faune et la flore glaciaires du plateau de la Baraque Michel. *Bull. Acad. Roy. Belgique (Classe des sciences)*, n^o 12.
30. FRITSCH, F. E. (1916), The Morphology and ecology of an Extreme Terrestrial Form of *Zygnema-Zygogonium Ericetorum*. *Annals of Botany*, Vol. XXX, N^o 117.
31. GÉRARD, Ph. (1951), Étude de l'évolution forestière dans la principauté de Stavelot et dans le Comté de Salm. *Bull. Soc. Roy. Forestière. Belgique*, n^o 4.
32. GODWIN, H. (1954), Recurrence-surfaces, *Danmarks Geologiske Undersøgelse* II, n^o 80, Copenhague.
33. GODWIN, H. et CONWAY, V. (1939), The ecology of a raised bog near Tregaron, Cardiganshire. *Journal of Ecology*, T. XXVII.
34. GRANDLUND, E. (1932), De svenska hogmossarnas geologi. *Sverig. Geol. Undersokn.* N. 373, Stockholm.
35. JESSEN, K. (1939), Vegetationstudien im Hochmoor Store Vildmose. *Botaniska Notiser*. Lund.
36. JONAS, F. (1935), Die Vegetation der Hochmoore im Nordhummling. *Fedde repert.* Beih. LXXVIII.
37. LIÉGEOIS-LEMAITRE, Th. (1957), Le Ruhrbusch. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, n^o 6.
38. MONOYER, A. (1931), Contribution à l'anatomie du genre *Scirpus*. *Mémoire Soc. Roy. Sc. Liège*. T. XVIII.

39. NOIRFALISE, A. (1956), La Hetraïe ardennaise. *Bull. Inst. Agr. Gembloux*. T. XXIV.
40. OSVALD, H. (1923), Die Vegetation der Hochmoores Komosse. *Svensk. Vaxt. Sällsk. Handl.* Uppsala.
41. — (1925), Die Hochmoortypen Europas. *Ver. Geob. Inst. Rubel*, Zurich.
42. — (1949), Notes on the vegetation of British and Irish Mosses. *Svensk. Vaxt; Sällsk. Handl.* Uppsala.
43. OVERBECK, F. et SCHNEIDER, S. (1938), Mooruntersuchungen bei Luneburg und bei Bremen und die Reliktnatur von *Betula nana* L. in N-W Deutsch. *Zeitsch. F. Bot.* 33.
44. OVERBECK, F., K. O. Munich, L. Aletsee und F. R. Averdieck. 1957. Das Alter des « Grenzhorizons » norddeutscher Hochmoore nach Radiocarbon-Datierungen, *Flora*, 145, 1.2.
45. OVERBECK, F. (1952), Das Grosse Moor bei Gifhorn. *Niedersächsischen amt für Landesplanung und statistik*, Reihe A L Band 41.
46. PERSCH, F. (1950), Zur postglazialen Wald und Moorentwicklung im Hohen Venn, *Decheniana*, Band. 104. BONN.
47. PRÉVOT, P. (1937), Contribution à l'étude des phénomènes d'absorption des ions minéraux par les plantes. Xérophytisme et absorption du brome chez *Empetrum nigrum* et *Vacc. uliginosum* *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*.
48. PONCELET, L. (1947), Esquisse climatologique de la Belgique. *Mém.*; Vol. 27. *Inst. Roy. Met. de Belgique*.
49. — (1938), Note sur le climat hivernal à la Baraque Michel. *Bull. Soc. Roy. Sc. de Liège*, 7.A.
50. POLIS, P. (1901 et 1902), Contribution à la climatologie des Hautes Fagnes et de l'Eifel. *Ciel et terre*, Vol. 22
51. RAMAUT, J. (1955 a), Étude de l'origine de l'acidité naturelle des tourbières acides de la Baraque Michel. *Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belgique*, 5^e Série, Tome XLI.
52. — (1955 b), Extraction et purification de l'un des produits responsables de l'acidité des eaux des hautes tourbières et secrété par *Sphagnum*. *Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belgique*. 5^e série, T. XLI.
53. SCHWICKERATH, M. (1937), Die nacheitzeitliche Waldgeschichte des Hohen Venns und ihre Beziehungen zur heutigen Venn vegetation. *Abh. d. Preuss. Geol. Landesanstalt. N. F. H.* 184.
54. — (1940), Aufbau und gliederung des europäischen Hochmoorgesellschaften. *Deutsche botanischer Jahrbucher*. B. 71 Heft 2.
55. — (1941), Die Sphagneta des fennoskandinavischen, Forscher, etc. *Archiv. für Hydrobiol.* Bd. XXXVII.
56. — (1944), Das Hohe Venn und seine Randgebiete, *Pflanzensociologie* VI.
57. STREEL, M. (1957), Note sur l'existence d'une tourbe à *Narthecium ossifragum* dans les couches anciennes d'une tourbière du plateau des Hautes Fagnes. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*. N° 4.
58. — (1958), Les Rapports « Climat-vegetation » discernables dans

l'épaisseur des tourbières du plateau des Hautes-Fagnes belges.

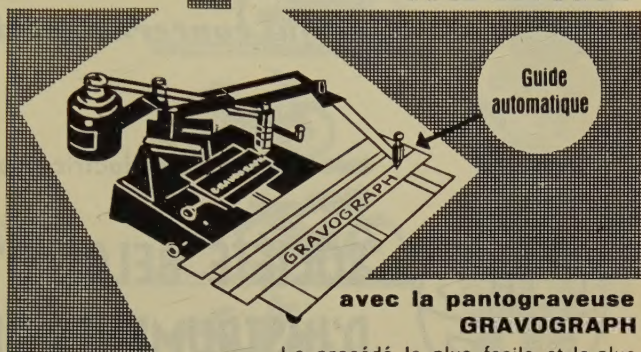
Communication présentée au VI^e Congrès International pour l'étude de Moor (des tourbes). Spa.

59. TINBERGEN, L. (1940), Observations sur l'évaporation de la végétation d'une tourbière dans les hautes fagnes de Belgique. *Mém. Soc. Roy. Sc. Liège*, 4^e série, T. IV, fasc. 1.
60. VANDEN BERGHEN, C. (1951), Landes tourbeuses et tourbières bombées à Sphaignes de Belgique. Comm. 17 du *Centre de Cartographie phytosociologique*. Gembloux.
61. VAN ZEIST (1955), Pollen analytical investigations in the northern netherlands. *Acta botanica neerlandica*, Vol. 4 (I).
62. VON POST et SERNANDER (1910), Pflanzenphysiologische Studien auf Torfmooren in Narke. *Livret guide des excursions en Suède du 11^e congrès géol. intern.* Stockholm
63. VON POST (1946), The prospect for pollen analysis in the study of the Earth's climatic history. *The new phytologist*. Vol. 45, n° 2.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION : Généralités sur la structure, la localisation et la position phytosociologique européenne des associations végétales des tourbières du plateau des Hautes-Fagnes	3
CHAPITRE I : <i>Étude du milieu</i>	14
A. La topographie et les facteurs édaphiques	14
B. Le climat régional	18
C. L'intervention humaine	20
CHAPITRE II : <i>Étude de la végétation des parties centrales « intactes » des deux tourbières</i>	24
1. Aspects physionomiques par relevés phytosociologiques ..	25
2. Analyse des aspects physionomiques par relevés phytosociologiques	29
3. Répartition des Associations dans les deux tourbières	36
4. Analyse des types physionomiques par transects.	40
a) Analyse des unités écologiques	43
b) Analyse des groupes écologiques	48
c) Schémas d'évolution des groupes écologiques	67
d) Répartition des groupes écologiques dans les différents transects	68
5. Dynamisme des Associations végétales	74
A) En Fagne wallonne	77
B) En Fagne de Clefay	78
Conclusions du chapitre II :	
L'Étude des Associations végétales des parties centrales des tourbières	80
CHAPITRE III : <i>Études des parties exploitées des deux tourbières</i> ..	83
1. Étude de la végétation	83
2. Analyse stratigraphique de la tourbe	90
Conclusions du Chapitre III :	
Étude des parties exploitées des deux tourbières ..	97
CHAPITRE IV : <i>Discussions et conclusions</i>	101
LISTE BIBLIOGRAPHIQUE	105

Gravez vous-même vos **PLAQUES CADRANS TABLEAUX**



**avec la pantographeuse
GRAVOGRAPH**

Le procédé le plus facile et le plus rapide pour faire toutes gravures à la demande.

- *La seule machine portable qui grave 15 grandeurs différentes avec un même modèle.*
- *Etau universel.*
- *Régulateur de profondeur automatique.*

Gravo

graph

demandez
documentation

S. B. E. M.

206,
av. Louise
Bruxelles

*En service
à l'Institut
de Botanique
de l'Université
de Liège
et dans les
principaux instituts
agronomiques.*

La lampe LFG «PHYTOR» source de lumière artificielle pour la



CULTURE INTENSIVE

Les ACEC en collaboration avec le «CENTRE DE RECHERCHES DES HORMONES VÉGÉTALES DE LIÈGE» ont créé la lampe fluorescente LFG 40 «PHYTOR» C. R. H. Lg.

L'éclairage fourni par cette lampe spéciale produit des effets remarquables sur les végétaux. Il accélère considérablement leur croissance et permet d'obtenir des plantes très vigoureuses en toute saison.

Le bureau d'application du matériel de l'OVED est à votre service.
ACEC - Division Vente Matériel Standard Service OVED - Charleroi.

**ATELIERS DE CONSTRUCTIONS
ELECTRIQUES DE CHARLEROI**

SOCIÉTÉ ANONYME



TOUT

ce qui concerne le microscope

La seule firme productrice belge :

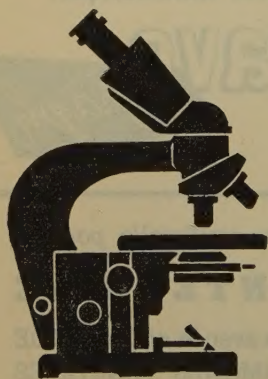


**SOCIÉTÉ BELGE D'OPTIQUE ET
D'INSTRUMENTS DE PRÉCISION**

S. A.

108, RUE DE LA PRAIRIE - GAND

Ses



MICROSCOPES BINOCULAIRES

MICROSCOPES MONOCULAIRES

MICROSCOPES STEREOSCOPIQUES

LOUPES BINOCULAIRES

LUNETTES D'ATELIER

EQUIPEMENTS DE MICRO-PROJECTION

Demandez-nous nos catalogues illustrés.

6

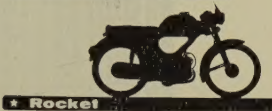
nouveaux modèles

TOUS

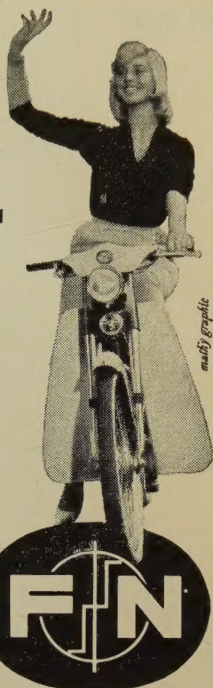
A SUSPENSION

TOTALE

A partir de **6.850 F**



FABRIQUE NATIONALE
D'ARMES DE GUERRE
S. A.
HERSTAL-LIÈGE BELGIQUE



H.V.L.

Ets Henkart, Van Velsen et Laoureux S. A.
1026 à 1048, chaussée de Louvain, Evere-Bruxelles
Tél. 20.15.06 (6 lignes)

SUCCURSALE : GAND
FILIALE : LA HAYE

*Instruments scientifiques
Produits chimiques purs et
matériel pour laboratoires.*
